ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 91
9
СЕНТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА”
2006

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

Главный редактор
Р. В. КАМЕЛИН

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*),
Т. В. Егорова (*зам. главного редактора*), Н. В. Малышева (*отв. секретарь*), О. М. Афонина,
Ю. В. Гамалей, П. Л. Горчаковский, Ч. Джеффри (Лондон), С. Г. Жилин, В. С. Ипатов,
М. Г. Пименов, И. Н. Сафронова, И. И. Шамров, Г. П. Яковлев

Editor-in-Chief
R. V. KAMELIN

EDITORIAL BOARD

A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*),
T. V. Egorova (*Associate Editor*), N. V. Malysheva (*Secretary*), O. M. Afonina,
Yu. V. Gamalej, P. L. Gorchakovsky, Ch. Jeffrey (London), S. G. Zhilin, V. S. Ipatov,
M. G. Pimenov, I. N. Safronova, I. I. Shamrov, G. P. Yakovlev

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Л. Н. Андреев (Москва), И. О. Байтулин (Алма-Ата), Л. Ю. Буданцев (С.-Петербург),
Э. Ц. Габриэлян (Ереван), П. Г. Горовой (Владивосток),
З. В. Карамышева (С.-Петербург), Л. И. Малышев (Новосибирск),
Г. Ш. Нахуцришвили (Тбилиси), К. М. Сытник (Киев), Х. Х. Трасс (Тарту)

EDITORIAL COUNCIL

L. N. Andreev (Moscow), I. O. Baytulin (Alma-Ata), L. Yu. Budantsev (St. Petersburg),
E. Ts. Gabrielian (Yerevan), P. G. Gorovoy (Vladivostok),
Z. V. Karamysheva (St. Petersburg), L. I. Malyshev (Novosibirsk),
G. Sh. Nakhutsrishvili (Tbilisi), K. M. Sytnik (Kiev), H. H. Trass (Tartu)

Ответственный редактор номера **А. Е. Васильев**
Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. Г. Коленова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *Т. С. Павлова*
Компьютерная верстка *О. В. Никитиной*

Дата публикации «Ботанического журнала», т. 91, № 8: 22.08.2006.
Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 22.08.2006. Формат 70×100 1/16. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.4. Уч.-изд. л. 14.4. Тираж 407 экз. Тип. зак. № 511. С 187

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1
main@nauka.nw.ru «Ботанический журнал»
www.nauka.nw.ru, телефон (812)328-62-91

Первая Академическая типография «Наука», 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

Санкт-Петербург
Издательство «Наука»

© Российская академия наук, 2006 г.
© Редколлегия «Ботанического журнала» (составитель), 2006 г.

УДК 581.39 : 633.2.03 (47) (-16)

© В. И. Василевич

ВЛАЖНЫЕ РАЗНОТРАВНЫЕ ЛУГА СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

V. I. VASILEVICH. MOIST FORB MEADOWS IN THE NORTH-WESTERN EUROPEAN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

Поступила 23.01.2006

Влажные разнотравные луга территории Северо-Запада отнесены к 2 союзам европейской флористической классификации. В союзе Molinion выделено 2 ассоциации: Molinietum caeruleae и Succisietum pratensis. К союзу Calthion отнесено 5 ассоциаций — Polygono bistortae—Trollietum europaeae, Cirsio—Geranietum palustre, ass. nova, Angelico—Cirsietum oleracei, Scirpetum sylvatici, Scirpo—Juncetum filiformis. Первые 2 ассоциации этого союза слабо отличаются друг от друга, а остальные содержат мало характерных видов союза Calthion. Сравнение характеристик этих ассоциаций из разных регионов и у разных авторов показало, что они варьируют очень существенно по флористическому составу и единственно надежной основой для их различения являются доминирующие или обильные виды.

Ключевые слова: луга, влажные луга, Северо-Запад России, союз Calthion, союз Molinion, растительные ассоциации.

В работе «Материковые и озерные луга Олонецкой губернии» А. П. Шенников (1914) описал луга, в которых преобладает широколистное разнотравье, а злаки и осоки отступают на второй план. Он дал таким лугам название «листвяги», используя народное название такого типа лугов. В этой работе листвяги им понимались весьма широко, включая сообщества с высоким обилием *Deschampsia cespitosa* и *Carex cespitosa*.[1] Позднее он (Шенников, 1938) называл листвягами лишь разнотравные торфянистые луга с преобладанием *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus* и т. п.

Листвяги довольно часто встречаются по всей территории Северо-Запада в нижних частях склонов и в понижениях рельефа. Весной и в начале лета почва насыщена водой, а летом грунтовые воды опускаются на значительную глубину. Переменное увлажнение определяет сочетание гигромезофитов и мезофитов в этих сообществах.

В данной работе использовано 147 геоботанических описаний, собранных сотрудниками Северо-Западной экспедиции БИН РАН. Из фитоценотеки Лаборатории растительности лесной зоны были отобраны описания лугов, в которых наиболее обильными видами являются гигромезофиты. На первом этапе работы было сформировано 13 групп описаний, в которых преобладали *Centaurea phrygia*, *Succisa pratensis*, *Alchemilla acutiloba*, *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus*, *Cirsium heterophyllum*, *Geum rivale*, *Geranium palustre*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulma-*

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995), мхов — по И. И. Абрамову и Л. А. Волковой (1998).

ria, *Cirsium oleraceum*, *Scirpus sylvaticus* или *Juncus filiformis*. Большинство сообществ листвягов полидоминантны и такое деление их на группы в определенной мере условно. Сообщества с абсолютным доминированием *Filipendula ulmaria* были рассмотрены нами ранее (Василевич, Беляев, 2005). Для всех групп были определены характерные комбинации, которые включают виды с постоянством свыше 60 %. Характерные комбинации видов широко используются чешскими геоботаниками как диагноз ассоциации, но при небольшом числе описаний постоянство оценивается с большой выборочной ошибкой, что затрудняет сравнение ассоциаций. По характерным комбинациям заметно отличаются от остальных только группы *Cirsium oleraceum*, *Scirpus sylvaticus*, *Juncus filiformis*.

По шкале увлажнения Раменского (Раменский и др., 1956) *Centaurea phrygia* очень сильно отличается от всех остальных доминантов этих групп описаний. С обилием «массово» он встречается при увлажнении 58—60 ступеней, а все остальные виды — при увлажнении ниже 67-й ступени. Вторую группу по увлажнению образуют *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*, *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus*, *Cirsium heterophyllum*. В наиболее влажных местообитаниях обильны *Geum rivale*, *Geranium palustre*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*. По шкале богатства почвы различия между этими видами меньше, но у *Succisa pratensis* и *Potentilla erecta* массовое обилие приходится на ступени 5—7, а амплитуда остальных видов охватывает более богатые почвы.

Эти различия и были использованы при делении влажных лугов на ассоциации, когда они не определяются доминирующими видами. В отечественной геоботанической литературе листвягам не повезло. Упоминания о них редки и кратки. В монографии по влажным лугам Башкирии (Григорьев и др., 2002) не приведено ни одной ассоциации с преобладанием видов листвягов. Европейская литература по влажным лугам обширна, что и используется при сравнении листвягов Северо-Запада с ранее выделенными синтаксонами.

Союз Molinion caeruleae W. Koch 1926

Союз Molinion флористически очень близок к союзу Deschampsion cespitosae. Имеется много общих видов с высоким постоянством. S. Horvatić (1930), выделивший союз Deschampsion, считал эти два союза географически замещающими. Molinion приурочен к Западной и Центральной Европе, а Deschampsion сменяет его на Балканах и в Восточной Европе, но ареалы этих союзов в значительной мере перекрываются, т. е. имеется широкая полоса, включающая Германию, Польшу, Чехию и Словакию, где встречаются как молиниевые, так и щучковые луга.

Характерными видами этого союза считают *Molinia caerulea*, *Lysimachia vulgaris*, *Serratula tinctoria*, *Ophioglossum vulgatum*, *Selinum carvifolia*, *Galium boreale*, *Succisa pratensis* (Koch, 1926; Tüxen, 1937; Oberdorfer, 1983; Špániková, 1983; Matuszkiewicz, 1984). К этому союзу отнесены 2 ассоциации, которые встречаются на Северо-Западе (см. таблицу).

Асс. Succisietum pratensis Passarge 1964

В двух группах описаний (*Centaurea phrygia* и *Succisa pratensis*) в характерных комбинациях видов полностью отсутствуют гигромезофиты. Это свидетельствует о том, что эти группы описаний приурочены к более мезофильным условиям, чем остальные ассоциации листвягов. Наиболее обильными видами являются *Centau-*

Фитоценотическая таблица влажных лугов Северо-Запада

Союз	Molinion			Calthion										
Ассоциация	Molinietum caeruleae	Succisietum pratensis		Polygono bistortae—Trollietum europaeae				Cirsio—Geranietum palustre				Angelico—Cirsietum oleracei	Scirpetum sylvatici	Scirpo—Juncetum fililormis
Группы описаний		Centaurea	Succisa	Alchemilla	Polygonum	Trollius	Cirsium heterophyllum	Geum rivale	Geranium	Crepis	Filipendula			
Число описаний	7	10	20	10	12	13	3	5	8	6	7	9	30	14
Centaurea phrygia	2 28	36 100	25	5 60	4 33	1 62	2 2		2 62	2 83	2 14	11		
Succisa pratensis	2 57	2 40	15 100	1 70	2 33	46	1	2 60	1 25	2 67	1 43			
Deschampsia cespitosa	43	6 100	3 85	5 80	4 92	2 69	1 3	10 100	2 88	3 100	10 100	44	1 23	4 71
Potentilla erecta	1 71	2 90	17 95	5 90	8 92	5 92	8 3	4 100	2 50	8 83	5 58		7	36
Alchemilla acutiloba	14	37 90	4 70	40 100	8 58	17 92	3 1	3 60	6 100	9 100	2 71	33	7	
Myosotis palustris	28	10		30	8	15			25				1 47	43
Angelica sylvestris	14	40	45	2 90	42	1 62	2	1 40	5 75	1 50	1 42	2 66	13	
Coronaria flos-cuculi		30	15	80	50	54	1	40	25	67	57		27	64
Polygonum bistorta		2 30		20	32 100	2 38			1 25	17			10	7
Trollius europaeus	14	6 60	1 25	5 90	5 42	32 100	1		3 62	6 83		11		
Cirsium heterophyllum	1 14	4 60	5	20	25	2 69	30 3		25	4 50	28			7
Geum rivale		10	1 50	1 60	1 67	5 62		13 100	3 62	1 50	14	1 44	1 17	1 28
Crepis paludosa		20	5	3 40	33	4 54	1 1		33	27 100		22	13	
Geranium palustre	28	10	1 35	1 30	8	1 23		2 60	36 100	2 67	4 57	9 77	2 40	14
Filipendula ulmaria		40	1 50	3 70	5 75	7 69		9 100	7 50	5 67	22 100	8 100	4 67	2 86
Lysimachia vulgaris	1 57	10	10	30	58	38		40	1 62	2 50	1 57	44	1 60	1 64
Galium uliginosum	43	30	1 50	10	33	38	2	80	25	17	2 71		13	14
Cirsium palustre	28	40	20	1 30	8	38			12	1 50	2 42	11	17	14
Thalictrum lucidum	28		10	10		23	1	1 60	1 38		1 42	33		
Calamagrostis epigeios	1 28		10					40	25	3 17	28			
Valeriana officinalis						23		20	1 62			22	13	7
Achillea millefolium	28	2 70	1 80	80	1 75	46	1	80	38		1 71	22	7	7
Stellaria graminea		60	45	50	58	46	2	20	88	33	71	11	10	
Centaurea jacea	28	6 40	6 90	6 80	42	1 54	1 1	10 100	4 62	33	5 86	11	3	11

Продолжение таблицы

Союз	Molinion			Calthion										
Ассоциация	Molinietum caeruleae	Succisietum pratensis		Polygono bistortae—Trollietum europaeae				Cirsio—Geranietum palustre				Angelico—Cirsietum oleracei	Scirpetum sylvatici	Scirpo—Juncetum filiformis
Группы описаний		Centaurea	Succisa	Alchemilla	Polygonum	Trollius	Cirsium heterophyllum	Geum rivale	Geranium	Crepis	Filipendula			
Число описаний	7	10	20	10	12	13	3	5	8	6	7	9	30	14
Hypericum maculatum	28	90	55	2 70	3 92	69	1 3	20	1 75	50	42		3	
Festuca pratensis		1 80	1 80	1 50	1 58	54	1	3 80	2 88	33	3 71	11	13	
Lathyrus pratensis		3 70	1 65	1 70	2 67	54	3	1 80	1 75	17	2 71	44	23	7
Agrostis tenuis	1 43	2 70	2 90	1 70	2 50	54	14 3	4 100	2 38	2 33	2 86			7
Vicia cracca		1 80	3 85	60	58	77	1 3	2 100	1 62	50	1 86	11	17	
Phleum pratense	14	1 90	1 65	1 70	58	46	1 3	5 10	1 100	17	4 100	33	10	7
Rumex acetosa	14	40	40	40	50	69	2	40	50	83	2 71	22	10	7
Festuca rubra		10	2 60	1 30	2 25	8	1	2 40		17	2 71		3	
Melampyrum nemorosum	28	20	1 55	2 50	1 25	2 85	1	6 40	62	83	1 28			
Briza media		10	3 95	1 60	1 33	38	2	1 100	25	50	1 57		3	7
Anthoxanthum odoratum	28	5 80	4 95	4 90	1 50	4 46	4 3	3 80	25	1 50	1 57		3	7
Luzula multiflora	28	70	1 85	80	42	38	3	80	25	67	2 71			
Veronica chamaedrys	14	2 80	55	50	92	1 58	3	40	50	83	14	11		
Campanula patula		50	40	50	33	38	3	40	25	50	42		3	
Plantago lanceolata		2 60	2 75	4 40	33	46	1	2 80		17	57			7
Trifolium pratense		60	25	40	33	31	3	20		17	28			
Cerastium cespitosum		60	1 55	60	25	38	1	60	38	50	28			
Trifolium spadiceum		20	1 30	10	17	8	1	60		17	1 28			
Cynosurus cristatus		17	1 45	10	8			80	12	17	14			
Prunella vulgaris		2 40	1 80	50	33	23	1	40	12		2 71	11	7	7
Leontodon hispidus		3 60	2 50	1 40	25	31	3 1	3 80	25	17	28			
Trifolium medium	28	1 40	1 35	30	42	1 23	1 1	40	1 50		42			
Vicia sepium		70	5	20	42	46			38	50	28	22		
Carex leporina	14	40	35	40	8	8		40	38	17	57		3	7
Trifolium hybridum		30	1 60	30			2 2	1 60	12	17	28	11		
Ranunculus acris	14	1 80	4 85	1 80	1 92	1 69	3	6 80	1 75	1 67	5 100		20	21

Cirsium oleraceum				10		1 15			4 12			58 100	7	
Urtica dioica									25			5 100	17	
Chrysosplenium alternifolium												1 33		
Stellaria nemorum												2 44		
Carex cespitosa												2 44		
Epilobium roseum												33	13	
E. hirsutum												44	3	
Veronica longifolia												33		
Festuca gigantea												22		
Scirpus sylvaticus									1 25			1 55	73 100	14
Equisetum fluviatile												11	40	7
Scutellaria galericulata													1 47	14
Carex vesicaria													1 37	7
C. rostrata													1 17	
Calamagrostis canescens													17	7
Alisma plantago-aquatica													20	
Naumburgia thyrsiflora													10	
Lemna minor													1 17	
Agrostis canina													2 28	
Pedicularis palustris													13	
Lycopus europaeus													13	
Polygonum hydropiper													17	7
P. amphibium													17	7
Juncus filiformis	57	20	10	20	8			20	12	1 83	14		30	47 100
Carex nigra		30	25	1 40	50	23	1		12	3 33	42		20	6 86
Galium palustre				3 20	17	8	1		12	17	28	44	73	3 86
Ranunculus repens		10	10	10	8	23	1 1	20	12		1 28	1 33	33	7 71
Comarum palustre													26	6 71
Stellaria palustris													7	1 78
Calliergon giganteum													7	2 21
Ranunculus flammula														36
Carex vulpina														1 14
Lysimachia nummularia														21

Продолжение таблицы

Союз	Molinion			Calthion										
Ассоциация	Molinietum caeruleae	Succisietum pratensis		Polygono bistortae—Trollietum europaeae				Cirsio—Geranietum palustre				Angelico—Cirsietum oleracei	Scirpetum sylvatici	Scirpo—Juncetum filiformis
Группы описаний		Centaurea	Succisa	Alechemilla	Polygonum	Trollius	Cirsium heterophyllum	Geum rivale	Geranium	Crepis	Filipendula			
Число описаний	7	10	20	10	12	13	3	5	8	6	7	9	30	14
Galium mollugo		30	40	30	50	54	1 2	20	38	17	1 14			14
Equisetum arvense		20	10	60	33	30	2		25				3	
Knautia arvensis		30	10	1 50	33	38	2		1 38					
Rhytidiadelphus squarrosus		14 60	5 15	9 40	7 42	8 62	1			3 17	2 28		3	6 14
Molinia caerulea	60 100													
Equisetum sylvaticum	8 28	1 30	5	20	8	2 23				17			13	
Dactylorhiza fuchsii	28												3	
Gladiolus imbricatus	14													
Betula pubescens	28													
Frangula alnus	28													
Solidago virgaurea	28													
Cirriphyllum piliferum	28													
Leucanthemum vulgare		70	1 80	1 50	42	46	6 2	40	38	17	28			
Viola canina	28	60	75	20	25	23	3	60			1 42			
Hieracium umbellatum	3 57	1 70	2 65	40	25	15	2	20	12	13	2 42			
Leontodon autumnalis		20	2 40											14
Nardus stricta		30	40											
Rhinanthus minor		50	1 60	2 50	25	15		40		33	28			14
Viola palustris	28	20	10		33	23	1			50	14		33	2 50
Carex pallescens	28	70	85	80	67	38	2	80	50	67	3 71	44	7	7
Equisetum palustre			5		17	8			12	50		44	17	
Carex panicea	1 28		20	20	8				12	2 33	3 14			28
C. flava	14			1 50		8			12				3	1 14

Juncus effusus	1	43		20		10		20				8		1						50	1	14				43	1	7
Parnassia palustris						5	1	10								20												7
Potentilla anserina						5										40				17						7		50
Poa palustris																		12		33								7
Climacium dendroides			8	50	1	25	1	20	1	50	5	44	2	2		20		25	3	50	3	42		11		3	1	28
Poa pratensis				30		15		30		33		8	7	1		40		12		50	1	57				23		21
Trifolium repens				30	2	70	1	30		17		8			1	80						42		11				21
Anthriscus sylvestris				30		15				25	1	54	5	1	3	60	3	62		17	2	28	2	55		7		
Dactylis glomerata				40		5	1	40		17	1	46		2		20	1	75		50	2	42		66				
Alopecurus pratensis																		25		17				22				14
Betonica officinalis		28				10	3	30		8		23						12										
Geranium pratense			1	10			2	20	2	8	1	8																
Polygala comosa						25				8		8		1		20						14						
Viscaria vulgaris				10		15				25		23		1						17		14		11		3		
Gentiana pneumonanthe		43			1	30		30		10						20					1	42						
Equisetum pratense								30		17								38		17		14		22				
Geranium sylvaticum			2	20				10		8	3	46							4	33								
Aegopodium podagraria				10						8		15						12		17	3	14		22				
Campanula glomerata						15		20										25		17								
Platanthera bifolia						20	2	20		8	1	8				20		12		17								
Ranunculus auricomus				10		25				8						40					1	42						7
Selinum carvifolia		43			1	5	2	10				8				20				17	2	57						
Taraxacum officinale					1	40		10				8			1	60		12		17								7
Pimpinella saxifraga				20	1	50		10								60						42						
Galeopsis speciosa				10														25				14	2	44		17		
Elytrigia repens																		25				14		22		8		
Mnium rugicum				10			6	20		17	2	38					2	25	2	17			4	22				
Atrichum undulatum						10	7	20				15								33		28				3		
Aulacomnium palustre					1	15		10			1	23	1	1							6	14						
Mnium cuspidatum							2	20			8				20							28						
M. affine	1	28		10		5													10	33						3		

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие, %, правые — постоянство, %.

rea *phrygia*, *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*, *Deschampsia cespitosa* и *Alchemilla acutiloba*. Группы описаний, включенные в эту ассоциацию, достаточно близки друг к другу по видовому составу, но в то же время они довольно слабо отличаются от остальных ассоциаций листвягов. Для этой ассоциации в целом характерно более высокое обилие и постоянство *Rhinanthus minor*, *Leucanthemum vulgare*, *Viola canina*, *Hieracium umbellatum*, *Leontodon autumnalis*, *Nardus stricta*. Эта группа видов может считаться дифференцирующей по отношению к другим ассоциациям листвягов. Это типичные луговые мезофиты, что свидетельствует о большей близости *Succisietum pratensis* к настоящим лугам. Об этом же говорит и низкая встречаемость ряда гигромезофитов: *Geum rivale*, *Crepis paludosa*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Coronaria flos-cuculi*. Это определяет достаточно хорошую флористическую самостоятельность данной ассоциации. *Centaurea phrygia* достаточно широко распространенный луговой вид, но только на Урале К. Н. Игошина (1927) описала листвяги, в которых доминирует этот вид.

H. Passarge (1964) выделил эту ассоциацию из широко распространенной в Центральной Европе асс. Molinietum caeruleae и отнес ее к союзу Molinion. В его ассоциации из Северной Германии постоянны и обильны *Succisa pratensis*, *Potentilla erecta*, *Deschampsia cespitosa*. Основные отличия северогерманских сообществ — высокое обилие молинии, выпадающей совершенно в описаниях этой ассоциации с Северо-Запада, и отсутствие в германских описаниях *Alchemilla acutiloba*.

Асс. Molinietum caeruleae

Луга с высоким обилием *Molinia caerulea* на территории Северо-Запада встречаются весьма редко. Они широко распространены в Центральной Европе, где молиния рассматривается как один из характерных видов порядка Molinietalia (влажные луга). Сообщества, в которых молиния играет роль доминанта или субдоминанта, были встречены в Великолукском и Печорском районах Псковской обл., в Демянском р-не Новгородской обл., а также в Лодейнопольском р-не Ленинградской обл., т. е. по всему Северо-Западу. Но значительно чаще молиния растет под пологом сосняков, в наиболее влажных вариантах сосняков зеленомошных.

Сообщества молинии на Северо-Западе довольно гетерогенны. В них нет ни одного постоянного вида. Более часто встречаются *Juncus filiformis*, *Succisa pratensis*, *Hieracium umbellatum*, *Potentilla erecta*, *Lysimachia vulgaris*, *Deschampsia cespitosa*.

Сообщества с доминированием *Molinia caerulea* обычны в Карелии (Раменская, 1958), но там они являются скорее сообществами низинных болот, а не лугами. Фитоценотическая амплитуда молинии в Карелии сильно меняется в сравнении с Центральной Европой. Восточнее луга с молинией уже не встречаются. В Башкирии в асс. Cirsio esculenti—Molinietum Grigorjev et al., 2002 доминирует *Molinia caerulea*, но эта ассоциация приурочена к засоленным почвам и отнесена авторами к классу Asteretea tripolium, хотя они и отмечают, что она близка к союзу Molinion.

Асс. Molinietum caeruleae W. Koch 1926 широко распространена по всей Европе. Она была описана в Швейцарии по доминированию молинии. Как характерные виды были приведены *Laserpitium prutenicum*, *Selinum carvifolia*, *Iris sibirica*, *Gladiolus communis*, *Allium angulosum*, *Inula salicina*, *Gentiana pneumonanthe*, *Sanguisorba officinalis*, *Pulicaria dysenterica* (Koch, 1926). Польские геоботаники включают в характерные виды *Silaum flavescens*, *Cnidium dubium*, *Gladiolus imbricatus*, *Dianthus superbus* (Zarzycki, 1958; Grynia, 1962). Из характерных видов ассоциации в описаниях молиниевого луга с Северо-Запада встречаются *Selinum carvifolia Gentiana pneumonanthe*, *Gladiolus imbricatus*, но все с низким постоянством. Учитывая то, что ассоциация находится там на восточной границе распространения, можно считать соответствие европейской асс. Molinietum достаточно хорошим.

Эта ассоциация отличается широкой экологической амплитудой и включает ряд субассоциаций от относительно сухой daucetosum carotae до сырых caricetosum lasiocarpae, caricetosum davallianae и schoenetosum ferruginei. Постоянство видов, характерных для ассоциации, низкое во многих субассоциациях и фациях (Grynia, 1968). Встречаются и еще более сухие субассоциации с участием видов остепненных лугов: brometosum erecti (Špániková, 1983) и brachipodietosum (Buchwald, 1996). Общим для всех этих субассоциаций является только высокое обилие *Molinia caerulea*, но некоторые геоботаники (Denisiuk, 1976) считают возможным относить к ней и влажные луга без молинии.

В Восточной Европе молиниевые луга встречаются только в западных районах. I. М. Сцепановіч (2000) приводит их для Белоруссии, а в пойме Днепра эти луга лишены каких-либо характерных видов Molinietum (Шеляг-Сосонко и др., 1981).

Союз Calthion Tx. 1937

В европейской флористической классификации союз Calthion объединяет влажные луга на почвах, более или менее богатых азотом (Kuyper et al., 1978; Oberdorfer, 1983). Общепринятыми характерными видами союза являются *Caltha palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Cirsium oleraceum*, *Myosotis palustris* agg., *Crepis paludosa*. Иногда в их число включают *Angelica sylvestris*, *Polygonum bistorta*, *Coronaria flos-cuculi*, *Lotus uliginosus*, *Geum rivale* (Holub et al., 1967; Matuszkiewicz, 1984; Schrautzer, 1988; Reif et al., 1989). Б. М. Миркин и Л. Г. Наумова (1998) приводят в качестве характерных видов Calthion следующие виды: *Caltha palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Carex cespitosa*, *C. acuta*, *C. vulpina*, *Phalaroides arundinacea*, *Scirpus sylvaticus*. Этот набор характерных видов сильно отличается от того, что приводят европейские геоботаники. Эти различия определяются отчасти различиями в климате и соответственно флоре, а частично и разным пониманием объема союза. Союз Calthion, по Миркину и Наумовой, охватывает сообщества более сырых и более бедных местообитаний.

В описаниях сообществ этого союза с территории Северо-Запада *Caltha palustris* встречается не часто, хотя она не является редким видом в этом регионе. *Lotus uliginosus* полностью отсутствует. Остальные характерные виды Calthion встречаются более или менее постоянно. Соответствие северо-западных листвягов европейскому союзу не вызывает сомнений. *Carex cespitosa*, *C. acuta*, *C. vulpina* и *Phalaroides arundinacea* изредка встречаются только в сообществах с доминированием *Scirpus sylvaticus* и *Juncus filiformis*. Эти виды находятся в союзе Calthion на краю своей экологической амплитуды; они являются характерными видами других союзов и классов.

Асс. Angelico—Cirsietum oleracei Tx. 1951

Сообщества с высоким обилием *Cirsium oleraceum* довольно широко распространены в Центральной Европе, главным образом в поймах рек, воды которых богаты карбонатами. На Северо-Западе такие сообщества встречаются не часто.

Они были описаны нами на Бежаницкой и Судомской возвышенностях в Псковской обл., в глубоких ложбинах между холмами или на их склонах, а также в аналогичных условиях рельефа на Торопецкой возвышенности в Тверской обл. В Демянском р-не Новгородской обл. они были встречены в пойме р. Явонь, а в Ленинградской обл. — в пойме р. Парица (Гатчинский р-н). Обе эти реки текут по местности, где известняки подходят близко к поверхности, а иногда дном реки является известняковая плита.

Cirsium oleraceum нередок на Северо-Западе, но встречается он преимущественно в лесах на богатых влажных почвах. Ареал этого вида достаточно широк, он далеко идет на восток, но луга с преобладанием этого вида из литературы по тем регионам неизвестны. Покрытие *C. oleraceum* составляет от 20 до 90 %. С высоким покрытием и постоянно встречаются *Filipendula ulmaria*, *Urtica dioica*, *Geranium palustre*. Менее постоянны *Angelica sylvestris*, *Anthriscus sylvestris*, *Dactylis glomerata*. В видовом составе этих сообществ преобладают виды сырых лугов (*Scirpus sylvaticus*, *Geum rivale*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium palustre*). Моховой ярус развит слабо, а в пойменных сообществах полностью отсутствует. В нем бывают обильны *Brachythecium rivulare*, *B. rutabulum*, *Mnium rugicum*.

Характерная комбинация видов этой ассоциации отличается почти полным отсутствием мезофитов. Это свидетельствует о гораздо более влажных условиях, чем в других ассоциациях с господством широколистного разнотравья. Из характерных видов союза Calthion, набор которых значительно различается у разных авторов по материалам из разных районов, в характерную комбинацию этой ассоциации на Северо-Западе входят *Cirsium oleraceum* и *Angelica sylvestris*. Иногда упоминаемые как характерные виды Calthion (Holub et al., 1967) *Scirpus sylvaticus*, *Geum rivale* имеют III класс постоянства, *Ranunculus repens* и *Crepis paludosa* — II класс, а *Trollius europaeus* — I.

В Центральной Европе описаны 2 ассоциации, в которых ведущую роль играет *Cirsium oleraceum*. Одна из них Angelico—Cirsietum oleracei отличается доминированием *Cirsium oleraceum*, который и является ее характерным видом. E. Balátová-Tuláčková (1983) пишет, что к этой ассоциации нужно относить все влажные луга с доминированием *Cirsium oleraceum*, но она считает, что туда относятся и сообщества, в которых обилен *Polygonum bistorta*. По материалам с Северо-Запада, группы описаний с высоким покрытием *Cirsium oleraceum* и *Polygonum bistorta* не имеют общих постоянных видов и объединять их в одну ассоциацию нет оснований. Для этой ассоциации характерны *Cirsium oleraceum*, *Myosotis palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Angelica sylvestris*, *Galium uliginosum*, *Ranunculus auricomus*, *Polygonum bistorta*. Сюда же иногда относят и сообщества, где *Cirsium oleraceum* постоянен, но не обилен, а постоянны и обильны *Anthoxanthum odoratum*, *Ranunculus repens*, *Calliergonella cuspidata* (Fischer, 1999). *Angelica sylvestris* обычно постоянна (Balátová-Tuláčková, 1979, 1983, 1991; Balátová-Tuláčková, Hübl, 1985a, b), но в ряде случаев она не является постоянным видом (Tumidajowicz, 1971; Oberdorfer, 1983; Schrautzer, 1988; Ahlmer, 1989; Fischer, 1999). Иногда высоким обилием отличается *Scirpus sylvaticus* (Kuyper et al., 1978). Внутри этой ассоциации выделяют ряд субассоциаций: caricetosum nigrae, geranietosum palustre, caricetosum gracilis, caricetosum distichae, caricetosum cespitosae, molinietosum caeruleae, caricetosum appropinquatae, menthetosum longifoliae. Это свидетельствует о широкой экологической амплитуде Angelico—Cirsietum по отношению к увлажнению и богатству почвы. Angelico—Cirsietum встречается в Центральной Европе в поймах рек, в местах, где грунтовые воды выходят на поверхность, на глеевых или торфянистых почвах с pH — 5.9—6.7 (Balátová-Tuláčková, 1983).

Описания сообществ с доминированием *Cirsium oleraceum* с территории Северо-Запада характеризуются достаточно высоким постоянством *Angelica sylvestris*, и их можно отнести к асс. Angelico—Cirsietum. В ряде описаний довольно обильна *Carex cespitosa*, но выделять субассоциацию нет достаточных оснований.

Немецкие авторы приводят, кроме вышеприведенной, асс. Polygono—Cirsietum oleracei Tx. 1951. Состав характерных видов этой ассоциации отличается у разных авторов: *Caltha palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Cirsium oleraceum* (Arndt, 1955), *Polygonum bistorta*, *Scirpus sylvaticus*, *Cirsium oleraceum* (Hundt, 1958), *Cirsium oleraceum*, *Polygonum bistorta* (Moor, 1958), *Cirsium oleraceum* (Dirschke, 1968). Много различий в наборе обильных и постоянных видов. Уловить какие-то существенные отличия этой ассоциации от Angelico—Cirsietum очень сложно.

В пойме верховий Лены описана асс. Cirsio—Festucetum pratensis, в которой доминируют *Festuca pratensis* и *Elytrigia repens*. Эта первая ступень засоления, индицируемая *Cirsium oleraceum* и *Juncus compressus* (Миркин и др., 1983). Кальцетофит *Cirsium oleraceum* выступает там в роли факультативного галофита, что происходит с некоторыми кальцефитами, которые нуждаются в нейтральных и щелочных почвах.

Асс. Polygono bistortae—Trollietum europaeae
(Hundt 1964) Bal.-Tul. 1981

Эта ассоциация включает группы описаний с преобладанием *Alchemilla acutiloba*, *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus*, *Cirsium heterophyllum*. По сравнению с асс. Succisietum pratensis она занимает более влажные местообитания. Максимальное покрытие и встречаемость в этой ассоциации имеют *Polygonum bistorta*, *Trollius europaeus*, *Cirsium heterophyllum*. Как всякая ассоциация, занимающая среднее место в каком-то экологическом ряду синтаксонов, она довольно плохо выделяется на основе дифференциальных видов. Об отличиях от асс. Succisietum pratensis было сказано выше, а от следующей асс. Cirsio palustis—Geranietum palustris данная ассоциация отличается низким постоянством и обилием более влаголюбивых *Geranium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium uliginosum*, *Cirsium palustre*. Основное отличие наших сообществ от центральноевропейских — высокое обилие и постоянство *Alchemilla acutiloba*.

В ассоциации с таким названием из Центральной Европы доминируют *Trollius europaeus* и *Polygonum bistorta* (Balátová-Tuláčková, 1981) или же только *T. europaeus* (Rybniček et al., 1984). В асс. Angelico—Polygonetum bistortae Petermann et Seibert, 1979 *P. bistorta* является только дифференциальным видом, а постоянны и обильны *Deschampsia cespitosa*, *Ranunculus acris*, *Trifolium pratense*, *T. repens* (Reif et al., 1989). Эта ассоциация имеет мало общего с асс. Polygono—Trollietum. Хотя *Cirsium heterophyllum* довольно широко распространен в листвягах Северо-Запада, лишь в 3 описаниях он выступает как доминант. В Центральной Европе описаны 2 ассоциации, в которых доминирует *C. heterophyllum*: Polygono—Cirsietum heterophylli Bal.-Tul. 1975 и Deschampsio—Cirsietum heterophylli Bal.-Tul. 1983. Вторая ассоциация замещает в горах первую, в ней отсутствует *Polygonum bistorta*, а в остальном она близка к первой. Для горной асс. Deschampsio—Cirsietum характерны *Myosotis palustris* и *Crepis paludosa*, которые в наших описаниях с *C. heterophyllum* отсутствуют или не постоянны. В одной из своих работ Balátová-Tuláčková (1991) приводит единую асс. Cirsium heterophyllum. Это, на мой взгляд, разумная точка зрения.

Асс. Cirsio—Geranietum palustre ass. nova

Группы описаний сообществ с высоким обилием *Geum rivale*, *Geranium palustre*, *Crepis paludosa* и *Filipendula ulmaria* образовали новую ассоциацию Cirsio—Geranietum palustre. Ее сообщества занимают наиболее влажные местообитания в союзе Calthion, о чем свидетельствует высокое постоянство *Geranium palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium uliginosum*, *Cirsium palustre*, *Valeriana officinalis*, отличающих эту ассоциацию от предыдущей. В Европе в подобных местообитаниях встречаются 2 ассоциации: Angelico—Cirsietum palustris и Polygono—Cirsietum palustris, образующие высотно замещающий ряд. В наших описаниях *Polygonum bistorta* встречается редко, а *Angelica sylvestris* довольно постоянна. Для Angelico—Cirsietum среди видов, достигающих высокого покрытия, Balátová-Tuláčková приводит *Myosotis palustris*, *Caltha palustris*, *Juncus conglomeratus*, *Poa trivialis*, *Alopecurus pratensis*, которые редки или отсутствуют в описаниях с Северо-Запада. *Geranium palustre*, *Lysimachia vulgaris* постоянны на Северо-Западе, но не входят в характерную комбинацию Angelico—Cirsietum palustris. Выделенная нами ассоциация отражает не столько какие-то новые условия среды и специфичное сочетание видов, сколько громадное, отчасти случайное варьирование одного и того же набора видов Calthion. Не случайно, R. Hundt (1964) предлагал рассматривать все сообщества этого союза в рамках одной ассоциации. Он писал, что внутри Calthion выделено 22 ассоциации (к настоящему времени, возможно, вдвое больше), но большинство дифференциальных видов этих ассоциаций встречаются лишь с низким постоянством.

Асс. Scirpetum sylvatici Maloch 1935

К союзу Calthion относят асс. Scirpetum sylvatici Maloch 1935, основным диагностическим признаком которой считают доминирование *Scirpus sylvaticus*. Эта ассоциация очень широко распространена в Европе и на территории Северо-Запада, где постоянно присутствуют *Galium palustre*, *Filipendula ulmaria*, *Lysimachia vulgaris*. Они представляют собой обедненный бореальный вариант европейской ассоциации Scirpetum sylvatici. Виды, характеризующие союз Calthion, представлены в этой ассоциации плохо. Только *Myosotis palustris* встречается с постоянством III класса.

Название этой ассоциации приводится в литературе разными авторами (Maloch, Ralski, Schwickerath). Z. Neuhäusłová-Novotná и R. Neuhäusl (1972) считают правильным названием этой ассоциации Scirpetum sylvaticum Maloch 1935. По данным этих авторов, Scirpetum широко распространен в Чехии, Словакии, Германии, Польше, Австрии, Румынии, Сербии, Хорватии, Словении, Италии, Нидерландах, Бельгии, Восточной Европе. В отличие от многих ассоциаций союза Calthion, сообщества которых произрастают в условиях переменного увлажнения, в местообитаниях Scirpetum sylvatici верхняя часть почвенного профиля в течение всего вегетационного сезона насыщена водой. Почвы бедные кислые или слабокислые (Mierwald, 1988; Schrautzer, 1988). Информация о сообществах с доминированием *Scirpus sylvaticus* в России весьма скудная. М. М. Данилова (1954) описала в Пермской обл. сообщества *Scirpus sylvaticus* , в которых обильны *Glyceria maxima*, *Carex acuta*, *Lythrum salicaria*, *Epilobium hirsutum*. В южном Нечерноземье (Булохов, 1990б) в этой ассоциации виды Calthion не постоянны (в некоторых описаниях нет ни одного), как в описаниях с Северо-Запада. Бедна видами этого союза и Scirpetum sylvatici из Башкирии (Григорьев и др., 2002).

Асс. Scirpo—Juncetum filiformis Oberdorfer 1983

Сообщества, в которых встречается с высоким покрытием *Juncus filiformis*, характеризуются высоким постоянством *Filipendula ulmaria*, *Comarum palustre*, *Stellaria palustris*, *Galium palustre*, *Carex nigra*, *Deschampsia cespitosa*, *Lysimachia vulgaris*, *Ranunculus repens*, *Coronaria flos-cuculi*. Среди них нет видов, доминирующих в союзе Calthion, а характерная комбинация включает такие болотные виды, как *Comarum palustre*, *Stellaria palustris*, *Lysimachia vulgaris*.

Описания с *Juncus filiformis* можно поделить на 2 варианта.

1. Вариант Deschampsia cespitosa, характеризующийся высоким покрытием щучки, встреченный в поймах р. Чагода на западе Вологодской обл., р. Паща в Ленинградской обл., рек Великой и Алоль в Псковской обл., р. Мды в Новгородской обл.
2. Вариант Ranunculus repens с дифференциальными видами *Ranunculus repens*, *Comarum palustre*, *Lysimachia vulgaris*, *Potentilla anserina*. Описания этого варианта были сделаны в пойме р. Плюссы.

Во флористической классификации сообщества, в которых обилен *Juncus filiformis*, относят к союзу Calthion класса Molinio—Arrhenatheretea (луга) или к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae, куда входят сырые луга, низинные и переходные болота и мочажины верховых болот. Граница между этими классами довольно неопределенна, что сказывается на положении в системе ряда ассоциаций. В Центральной Европе широко распространена асс. Juncetum filiformis Jonas 1933. E. Balátová-Tuláčková (1980) относит ее к классу Scheuchzerio—Caricetea nigrae и союзу Caricion nigrae. В индикаторную группу этой ассоциации входят *Juncus filiformis* (часто доминирует), *Agrostis canina*, *A. stolonifera*, *Galium uliginosum*, *Carex nigra*, *C. panicea*, *Eriophorum polystachion*, *Comarum palustre*, *Lythrum salicaria*, E. Oberdorfer (1983) считает, что это сырые луга, где *J. filiformis* имеет свой оптимум и где постоянны *Sanguisorba officinalis*, *Potentilla erecta*, *Carex nigra*. О доминировании *J. filiformis* в этой ассоциации пишет Ch. Lindhard (2002). Кроме этой ассоциации описан тип сообществ Juncus filiformis, в котором также доминирует *J. filiformis* и присутствуют гигрофиты (*Agrostis canina*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Carex cinerea*, *Juncus bulbosus* — Nigge, 1988). Сюда же входят и пионерные сообщества с *Ranunculus flammula*, *Bidens tripartita*, *Gnaphalium uliginosum*, *Peplis portula*, *Lysimachia vulgaris* (Galunder, 1988). К этому типу сообществ нужно отнести и группировки J. filiformis из пойм рек Оби и Иртыша с примесью *Carex acúta*, *Achillea ptarmica*, *Sium latifolium*, *Polygonum amphibium* (Барышников, 1933).

Асс. Juncetum filiformis описал I. M. Сцепановіч (2000) на территории Белоруссии. Он выделяет ассоциации по доминантам, которые считает характерными видами. Среди дифференциальных видов этой ассоциации больше видов влажных лугов, чем низинных болот, но он относит почему-то эту ассоциацию к Scheuchzerio—Caricetea nigrae. В Южном Нечерноземье А. Д. Булохов (1986) описал новую субасс. Juncetun filiformis agrostidetosum caninae, которую он позднее стал считать самостоятельной асс. Junco filiformis—Agrostidetum caninae. В ней доминирует *Agrostis canina*, а *Juncus filiformis* постоянен, но обилие его низкое (Булохов, 1990a, 1991). Набор дифференциальных видов субассоциации и ассоциации несколько различаются. В обоих случаях в них входят только *J. filiformis* и *A. canina*. Булохов относит эту ассоциацию к чисто луговому союзу Alopecurion, но сообщества с доминированием *A. canina* не следует рассматривать в рамках этого союза. В неоднократно описанной с территории Чехии и Австрии асс. Junco filiformi—Polygonetum bistortae Bal.-Tul. 1981 доминирует *Polygonum bistora*, а в характерной комбинации видов преобладают луговые виды. Эта ассоциация имеет мало общего с ассоциациями *Juncus filiformis* с территории Северо-Запада.

Асс. Scirpo—Juncetum filiformis Oberdorfer 1957 характеризуется доминированием *Juncus filiformis*. Ее относят к союзу Calthion (Balátová-Tuláčková, 1983, 1991; Balátová-Tuláčková, Kontrišova, 1999; Rybniček et al., 1984). Ее сообщества встречаются в периодически затопляемых водой понижениях на минеральной оглеенной почве. В состав характерной комбинации видов входят *Scirpus sylvaticus*, *Caltha palustris*, *Coronaria flos-cuculi*, *Ranunculus auricomus*, *R. acris*, *Festuca rubra*, *Carex nigra*, *Myosotis palustris* и др. В пойме р. Вычегды описана асс. Junco filiformis—Deschampsietum Turubanova 1986, которая широко распространена в межгривных понижениях на песчаных и супесчаных заиленных почвах. В этой ассоциации доминирует *Juncus filiformis*, обилен *Poa palustris* и постоянны *Deschampsia cespitosa* (иногда обильна), *Trifolium repens*, *Veronica longifolia*, *Filipendula ulmaria*, *Ranunculus acris*, *R. auricomus*, *R. repens* (Турубанова, 1986). Это чисто луговая ассоциация, которую можно считать северным обедненным вариантом Scirpo—Juncetum filiformis.

Естественно, что характеристики ассоциаций с высоким обилием *J. filiformis*, даваемые разными авторами и по материалам из разных районов, различаются весьма сильно. Это отражает широкую экологическую амплитуду *J. filiformis*, охватывающую часть сырых лугов и низинных болот. Сообщества *J. filiformis* с территории Северо-Запада занимают промежуточное положение между болотной асс. Juncetum filiformis, и ассоциацией сырых лугов Scirpo—Juncetum filiformis, но все же они ближе ко второй ассоциации, хотя постоянство *Scirpus sylvaticus* очень низкое. В составе этих сообществ много болотных видов, но с низким постоянством. Не меньше и луговых видов. Редко встречающиеся виды в любой ассоциации очень пестры по экологии, и на этой основе трудно делать какие-то обоснованные выводы.

Сравнение ассоциаций листвягов из разных регионов совершенно ясно показывает, что их флористический состав варьирует весьма значительно. Соответствие ассоциаций, приводимых под одним названием, часто невелико. Несколько лучше обстоит дело, когда в основе ассоциации лежат 1—2 обильных вида. Это позволяет обнаружить данную ассоциацию среди пестрого клубка непрерывно варьирующих сообществ, который представляет собой союз Calthion. Границы союзов также неопределенны, вследствие чего ассоциации постоянно перемещают из союза в союз. Непрерывно варьирующую растительность очень сложно разделить на какие-то более или менее дискретные единицы.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49280) и программы «Биоразнообразие».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Волкова Л. А. Определитель листостебельных мхов Карелии // Arctoa. 1998. Vol. 7. Suppl. 1. P. 390.

Барышников М. К. Луга Оби и Иртыша Тобольского Севера. М., 1993. 95 с.

Булохов А. Д. Геоботанический анализ пойменных лугов Средней Десны // Структура и динамика природных систем бассейна Верхней Десны. М., 1986. С. 38—47.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 4. Пор. Molinietalia, союз Alopecurion. 1990а. Деп. в ВИНИТИ. 42 с.

Булохов А. Д. Синтаксономия травянистой растительности Южного Нечерноземья. 6. Кл. Nardo—Callunetea, Sedo—Scleranthetea, Festuco—Brometea. 1990б. Деп. в ВИНИТИ. 23 с.

Булохов А. Д. Основные черты травяной растительности Южного Нечерноземья (опыт эколого-флористической классификации) // Биол. науки. 1991. № 8. С. 119—129.

Василевич В. И., Беляев Е. А. Таволговые луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1801—1813.

Григорьев И. Н., Соломещ А. И., Алимбекова Л. М., Онищенко Л. И. Влажные луга Республики Башкортостан. Уфа, 2002. 157 с.

Данилова М. М. Луга юго-западных районов Молотовской области // Уч. зап. Молотов. универ. 1954. Т. 8. Вып. 4. С. 43—52.

Игошина К. Н. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой // Тр. биол. НИИ при Перм. ун-те. 1927. Т. 1. 123 с.

Миркин Б. М., Кононов К. Е., Наумова Л. Г., Габбасов К. К. К синтаксономии лугов Сибири // Бюл. МОИП, отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 2. С. 70—82.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.

Раменская М. Л. Луговая растительность Карелии. Петрозаводск, 1958. 400 с.

Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.

Сцепановіч І. М. Эколага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск, 2000. 140 с.

Турубанова Л. П. Сообщества поймы р. Вычегды. Кл. Molinio—Arrhenatheretea // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 69—79.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Афанасьев Д. Я., Соломаха В. А., Абрамова Л. М., Міркін Б. М. Характеристика фітоценонів заплавних лук р. Дніпро // Укр. бот. журн. 1981. Т. 38. № 2. С. 16—32.

Шенников А. П. Материковые и озерные луга Олонецкой губернии // Матер. по орг. и культуре кормовой площади. 1914. Вып. 9. 87 с.

Шенников А. П. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. 1938. Т. 1. С. 429—647.

Ahlmer W. Die Donau-Auen bei Ostenhofen // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 403—503.

Arndt A. Kohldistelwiesen der Randgebiete des Oberspreewaldes // Mitt. Flor-Soziol. Arbeitsgem. N. F. 1955. N 5. S. 99—103.

Balátová-Tuláčková E. Beitrag zur Kenntniss von Feuchtwiesen und Hochstaudengesellschaften Nordost-Österreichs // Phytocoenologia. 1979. Vol. 6. S. 259—286.

Balátová-Tuláčková E. Übersicht der Vegetationseinheiten der Wiesen im Naturschutzgebiet Žd'árské vrchy. I // Preslia. 1980. Vol. 52. N 4. S. 311—331.

Balátová-Tuláčková E. Phytozönologische und synökologische Charakteristik der Feuchtwiesen NW-Böhmens // Rozp. Českoslov. AV. Řada matem. a přirod. Věd. 1981. Ročnik 91. N 2. 90 s.

Balátová-Tuláčková E. Feuchwiesen des Landschaftschutzgebietes Šumava (Böhmerwald) // Folia Mus. Rerum Natur. Bohemiae Occident. Bot. 1983. Vol. 18—19. S. 1—82.

Balátová-Tuláčková E. Feuchtwiesen des Landschaftschutzgebietes Jeserske Hory. II. // Folia Geobot. Phytotax. 1983. Vol. 18. N 3. S. 247—285.

Balátová-Tuláčková E. Feuchtwiesen des Brdy-Berglandes und seiner Randgebiete (Mittelböhmen) // Folia Geobot. Phytotax. 1991. Vol. 25. N 4. S. 1—79.

Balátová-Tuláčková E., Hübl E. Grosseggen-, Feuchtwiesen- und Hochstaudengesellschaften im Waldviertel und Noröstlichen Mühlviertel (Nordost-Österreich) // Angewandte Pflanzensoziologie. 1985a. H. 29. S. 47—87.

Balátová-Tuláčková E., Hübl E. Feuchtwiesen- und Hochstaudengesellschaften in den nordöstlichen Alpen von Niederösterreich, Oberösterreich und Steiermark // Angewandte Pflanzensoziologie. 1985b. H. 29. S. 1—46.

Balátová-Tuláčková E., Kontrišova O. Quell-, Wiesen- und Hochstauden-Gesellschaften der Ordnung Molinietalia im Landschaftschutzgebiet und Biosphären-reservat Pol'ana (Zentral Slowakei) // Tuexenia. 1999. Vol. 19. S. 351—392.

Buchwald R. Basikline Pfeifengraswiesen (Molinietum caeruleae) und ihre Kontaktvegetation im weiteren Alb-Wutach-Gebiet (Hochrhein, SW-Deutschland) I. Tuexenia. 1996. Vol. 16. S. 179—225.

Denisiuk Z. Łąki pólnocnej części Puszczy Niepołomickiej // Studia naturae. Ser. A. 1976. N 13. S. 7—99.

Dirschke H. Zur synsystematischen und syndynamischen Stellung einiger Calthion-Wiesen mit *Ranunculus auricomus* und *Primula elatior* im Wümme-Gebiet // Mitt. Floristisch-soziolog. Arbeitsgem. 1968. H. 13. S. 59—70.

Fischer C. Die Vegetation des Naturschutzgebiet «Weiße Laaber» bei Waltersberg und seiner Umgebung // Hoppea. 1999. Vol. 60. S. 393—524.

Galunder R. Floristische und vegetationskundliche Untersuchungen der Talsperren des Oberbergisches Kreises unter Berücksichtung ihrer Standortsverhältnisse // Decheniana. 1988. Vol. 141. S. 58—85.

Grynia M. Łąki trzęślicowe Wielkopolski // Prace kom. nauk rolnicz. I kom. nauk leśnych. 1962. T. 13. N 2. 127 s.

Grynia M. Porónawcza analiza geobotaniczna łąk trzęślicowych występujących w róznych regionach Polski // Prace kom. nauk rolnicz. I kom. nauk leśnych. 1968. T. 26. S. 115—172.

Holub J., Hejný S., Moravec J., Neuhäusl R. Übersicht der höhere Vegetationseinheiten der Tschechoslovakei // Rozp. Českoslov. AV. Řada matem. a přirod. Věd. 1967. Vol. 77. N 3. S. 3—75.

Horvatić S. Soziologischen Einheiten der Niederungswiesen in Kroatien und Slavonien // Acta Bot. Inst. Bot. Univ. Zagrebensis. 1930. Vol. 5. S. 57—118.

Hundt R. Beiträge zur Wiesenvegetation Mitteleuropas. I. Die Auenwiesen an der Elbe, Saale und Mulde // Nova Acta Leopoldina. 1958. Bd 20. N 135. 206 s.

Hundt R. Die Bergwiesen des Harzes, Thüringer Waldes und Erzgebierges // Pflanzensoziologie. 1964. Bd 14. 284 S.

Koch W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene // Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1926. Bd 61. 2 Teil. S. 1—144.

Kuyper Th. W., Leeuwenberg H. F. M., Hübl E. Vegetationskundliche Studie an Feucht-, Moor- und Streuwiesen im Burgenland und Österreich // Linzer biol. Beiträge. 1978. Bd 10. H. 2. S. 231—321.

Lindhard Ch. Die Vegetation der Moore und Triften der Wegscheider Hochfläche (Bayerischer Wald) // Hoppea. 2002. Vol. 63. S. 5—160.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa. 1984. 298 S.

Mierwald U. Die Vegetation der Kleingewässer landwirtschaftlich genutzter Flächen // Mitt. Arbeitsgem. Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg. 1988. H. 39. 286 S.

Moor M. Pflanzengesellschaften schweizerischer Flußauen // Mitt. Schweizer. Anstalt forstl. Versuchswesen // 1958. Bd 34. H. 4. S. 221—360.

Neuhäuslová-Novotná Z., Neuhäusl R. Beitrag zur Kenntniss des Scirpetum sylvaticvi in der ČSR (Tschechoslowakei, westliche Teil) // Preslia. 1972. Vol. 44. N 2. S. 165—177.

Nigge K. Nährstoffarme Feuchtgebiete im Süd der Westfälischen Bucht — Vegetation und Naturschutzsituation // Abhandl. Westfälischen Mus. Naturkunde. 1988. Bd 50. H. 2. 90 S.

Oberdorfer E. Molinio-Arrhenatheretea // Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil 3. Stuttgart. 1983. S. 346—436.

Passarge H. Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. I. // Pflanzensoziologie. 1964. Bd 13. 324 s.

Reif A., Baumgartl Th., Breitenbach I. Die Pflanzengesellschaften des Grünlandes zwieschen Mauth und Finsterau (Hinteren Bayerischen Wald) // Hoppea. 1989. Vol. 47. S. 149—256.

Rybniček K., Balátová-Tuláčková E., Neuhäusl R. Přehled rostlinných společenstev rašelinišť a mokřadnich luk Československa // Studie ČSAV. 1984. Vol. 8. 123 s.

Schrautzer J. Pflanzensoziologische und standörtliche Charakteristik von Seggenriedern und Feuchtwiesen in Schleswig-Holstein und Hamburg. 1988. H. 38. 190 S.

Špániková A. Rastlinne spoločenstva radu Molinietalia na Slovensku // Acta Bot. Slovaka. Ser. A. 1983. Vol. 7. 144 s.

Tumidajowicz D. Zespoły łąkowy okolic Mogilan na Pogórzu Wielickim // Fragm. Flor. Geobot. 1971. Vol. 17. N 4. S. 547—576.

Tüxen R. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands // Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen. 1937. H. 3. 170 S.

Zarzycki K. Ważniejsze zespoły łąkowe doliny górnej Wisły a poziomy wód gruntowych // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1958. Vol. 27. N 3. S. 383—420.

SUMMARY

Moist forb meadows in the North-Western Russia were included in two unions of European floristic classification. Two associations were distinguished in the union Molinion: Molinietum caeruleae and Succisietum pratensis. The union Calthion includes the associations Polygono bistortae—Trollietum europaeae, Cirsio—Geranietum palustre ass. nova, Angelico—Cirsietum oleracei, Scirpetum sylvatici, Scirpo—Juncetum filiformis. The former two associations are very poorly distinct from each other. The latter three ones contain few characteristic species of the union. The comparison with European associations reveals very great variation in species composition within the associations. Only dominant or abundant species can be the reliable ground for their distinguishing.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26 : 581 (4 + 5) + 582.261/296 + 581.26 + 581.9

© С. И. Генкал,[1] Г. И. Поповская,[2] Н. А. Бондаренко[2]

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ *STEPHANODISCUS MEYERI* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, G. I. POPOVSKAYA, N. A. BONDARENKO. NEW DATA ON MORPHOLOGY, ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF *STEPHANODISCUS MEYERI* (*BACILLARIOPHYTA*)

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[2] Лимнологический институт СО РАН
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: evs@lin.irk.ru
Поступила 07.07.2005
Окончательный вариант получен 12.01.2006

Выявлены особенности морфологии панциря *Stephanodiscus meyeri*, уточнены сведения по экологии и ареалу вида. Приводится расширенный диагноз вида.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Stephanodiscus meyeri*, морфология, экология, распространение.

Stephanodiscus meyeri относится к доминирующим видам пелагиали оз. Байкал и считается его эндемиком. В первых альгологических работах по Байкалу этот вид относили к *Melosira binderana* Kütz. (Яснитский, Скабичевский, 1957; Скабичевский, 1960; Антипова, 1963а, б). W. Krieger (1927) перенес его в род *Stephanodiscus*, что было подтверждено электронно-микроскопическими исследованиями F. Round (1972). Подробные исследования байкальской *Melosira binderana* с помощью световой микроскопии были проведены А. П. Скабичевским (1960), который выявил размерные характеристики клеток (диаметр 4—25 мкм, высота 5—22, высота загиба створки 2—3.6 мкм), отметил наличие ауксоспор и привел данные по экологии вида. Первые исследования байкальского *S. binderanus* (Kütz.) Krieger на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) показали, что по ряду морфологических признаков (наличие центрального выроста с опорами, форма шипов, рядность штрихов) он отличается от типовой разновидности, что позволило выделить новую — *S. binderanus* var. *baicalensis* Popovsk. et Genkal (Генкал, Поповская, 1990), которая позднее получила ранг самостоятельного вида — *S. meyeri* Genkal et Popovsk. (Поповская и др., 2002). Считалось, что ареал *S. meyeri* ограничивается оз. Байкал. Однако недавно вид был найден в ряде озер Забайкалья, что свидетельствует о более широком его распространении (Генкал, Бондаренко, 2004).

Цель работы — изучение морфологических особенностей панциря *S. meyeri*, экологии и ареала вида на основе собственных и литературных данных.

Материал и методика

Материалом послужили пробы фитопланктона, собранные в разных участках оз. Байкал в течение 1968—2002 гг., а также в озерах Забайкалья (Камканда, Огиендо, Соли, Орон) в 1997—2000 гг. Очистку панцирей водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в СЭМ «JSM-25 S».

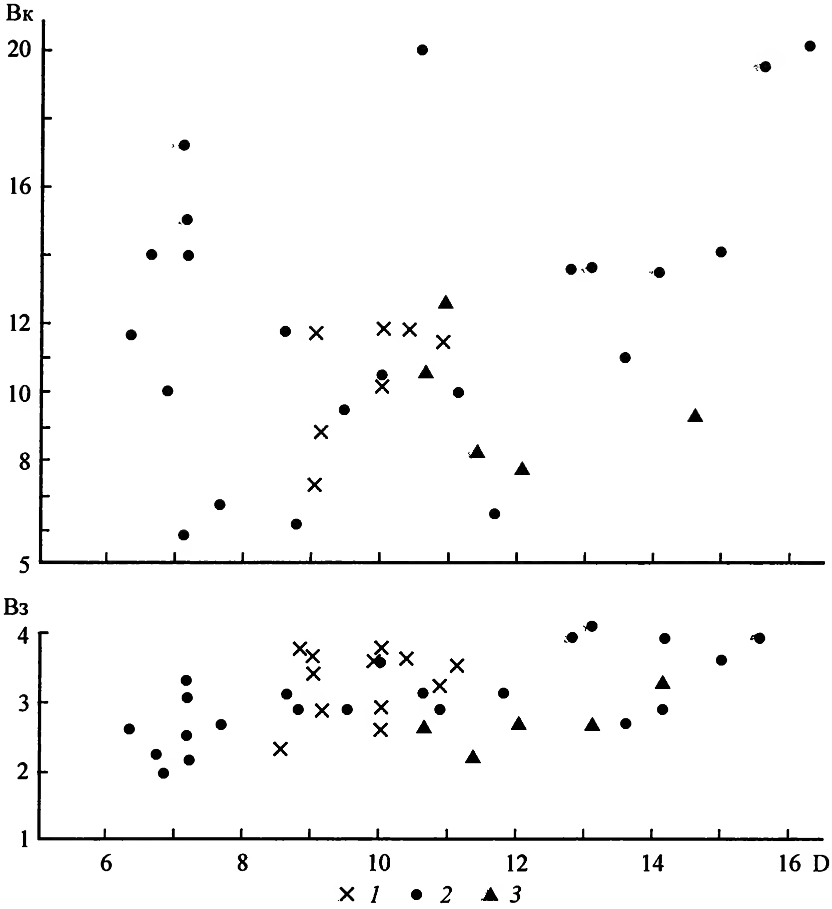
Результаты и обсуждение

Исследования *S. meyeri* из оз. Байкал и горных озер Забайкалья позволили нам получить новые данные по его морфологии, экологии и распространению. При изучении вида из различных участков оз. Байкал в разные годы мы зафиксировали меньшие значения диаметра створки — 7.5—12.3 мкм (Поповская и др., 2002) и высоты клеток — 7.2—11.8 мкм при близких значениях диаметра створки, но несколько бóльшие значения высоты загиба створки — 2.6—3.8 мкм (см. рисунок), чем приводит Скабичевский (1960). В комплексе морфологически сходных форм (*S. binderanus* var. *binderanus*, *S. binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl.) наблюдается тенденция: с увеличением диаметра створки увеличиваются высоты клетки и загиба створки (рисунок), что характерно и для некоторых других представителей рода *Stephanodiscus* — *S. hantzschii* Grun. (неопубл. данные), *S. rotula* (Kütz.) Hendey, *S. niagarae* Ehr. (Theriot, Stoermer, 1984; Theriot et al., 1988). Для *S. meyeri* такая зависимость не прослеживается, хотя высота клетки и загиба створки у *S. meyeri* находится в тех же диапазонах, что и у *S. binderanus* var. *binderanus* (см. рисунок). Для *S. binderanus* var. *oestrupii* характерны меньшие значения этих признаков (см. рисунок).

В диагнозе отмечается, что ряды ареол (штрихи) обычно трехрядные (Поповская и др., 2002), однако нами были встречены створки с двурядными штрихами (табл. I, *1*). А. П. Скабичевский (1960, рис. 7, *е*) на основе изучения байкальского материала в СМ на иллюстрации *M. binderana* приводит створку с однородными штрихами, но в диагнозе отсутствуют данные по числу штрихов в 10 мкм (аналогичная ситуация с этим признаком в другой систематической сводке — Определитель..., 1951). Вероятно, это связано с низкой разрешающей способностью светового микроскопа, поскольку как у *S. binderanus*, так и у *S. meyeri* ареолы в штрихах расположены достаточно плотно, о чем свидетельствуют данные электронной микроскопии: *S. binderanus* — 10—16 штрихов в 10 мкм и 25—30 ареол в 10 мкм (Генкал, 1992, 1997; Козыренко и др., 1992); *S. meyeri* — 12—14 и 27—35 соответственно (Козыренко и др., 1992; Поповская и др., 2002). Позднее мы зафиксировали створки *S. meyeri* с меньшим числом штрихов — 10 в 10 мкм.

Для этого вида характерно наличие 1 выроста с 2 опорами близ центра створки (Поповская и др., 2002). Мы наблюдали этот вырост и значительно ближе к краю створки. Кроме того, мы обнаружили 2 выроста на створке и в отличие от описания с 1 опорой (табл. I, *2—4*).

Согласно диагнозу, у этого вида шипы короткие пальчато-разветвленные с 5 отростками (Козыренко и др., 1992; Поповская и др., 2002). Мы наблюдали значительное разнообразие формы шипов: от пальчато-разветвленных с 3—8 хорошо выраженными отростками (табл. I, *5—8*, II, *1—3*) до лепестковидных практически без отростков (табл. II, *4*); изредка встречается форма шипов, характерная для *S. binderanus* (табл. I, *6*, *8*; ср.: Генкал, 1992, табл. V, *3*, *4*; Козыренко и др., 1992, табл. 2, *2*). Интересной особенностью некоторых видов рода *Stephanodiscus* (*S. bin-*



Зависимость между диаметром створки (Д, мкм) и высотой клетки (Вк, мкм) и высотой загиба створки (Вз, мкм).

1 — *S. meyeri*, *2* — *S. binderanus* var. *binderanus*, *3* — *S. binderanus* var. *oestrupii*.

deranus var. *oestrupii*, *S. hantzschii*) является наличие разделительных створок в колонии, шипы на которых остроконечные или раздвоенные на концах, чем отличаются по форме от шипов соединительных (Stoermer et al., 1979; Генкал, 1997). Нами тоже была встречена часть колонии *S. meyeri* с разделительной створкой и шипами аналогичной формы (табл. II, *5*).

Двугубый вырост на внутренней поверхности створки располагается в кольце краевых выростов с опорами (табл. II, *6*), но на наружной ближе к шипам, чем краевые выросты (табл. II, *7*; Поповская и др., 2002, табл. 10, *8*). По литературным данным, щель выроста с внутренней поверхности расположена почти радиально (Поповская и др., 2002, табл. 11, *2*, *5*), но мы наблюдали и тангентальную ориентацию (табл. II, *6*).

Мы не зафиксировали наличие ауксоспор или инициальных створок. Однако Скабичевский (1960) описывает вздутые клетки диаметром 7.5 мкм в колонии с диаметром вегетативных клеток 5—4 мкм. В другой колонии вегетативных клеток с диаметром 9 мкм вздутая клетка имела диаметр 13.5 мкм. Скабичевский (1960) считает, что эти вздутые клетки можно рассматривать как ауксоспоры, разрастающиеся без потери оболочки материнской клетки.

Интересной особенностью *S. meyeri*, которая отсутствует у других представителей рода *Stephanodiscus*, является наличие перекрученных в несколько раз до образования клубков нитей (табл. II, *8*, *9*). Возможно, что такая компактная форма колоний *S. meyeri* является приспособлением для более быстрого опускания на дно глубоководного озера и сохранения жизнеспособности до следующего периода вегетации (своеобразная стадия покоя). Вполне вероятно, что выявленные у данного вида морфо-биологические особенности обусловлены возрастом и большой глубиной озера Байкал.

На основе собственных и литературных данных приводим уточненный диагноз вида.

S. meyeri Genkal et Popovsk. — *S. binderanus* var. *baicalensis* Popovsk. et Genkal (Генкал, Поповская, 1990а: 27—29, рис. *а—г*, *е—и*).

Клетки соединены шипами в длинные прямые или слегка изогнутые ломкие нитевидные колонии, иногда перекрученные в клубки. Панцирь бочонковидный, с узкими вставочными ободками 5—21.6 мкм выс. Створки плоские, 5.4—13.5 мкм в диам., высота загиба — 2—3.8 мкм. Ребер и шипов 10—14, ареол 27—35 в 10 мкм. Одинарные ряды ареол по направлению к краю переходят в тройные, реже двойные. Соединительные шипы короткие, пальчато-разветвленные, с 3—8 отростками, иногда почти круглые. Разделительные шипы остроконечные или раздвоенные на концах. Краевые выросты с 3 опорами, 8—13 на створке. Двугубый вырост на внутренней поверхности створки расположен на ребре, в одном кольце с краевыми выростами с опорами, на наружной — ближе к шипам. Ориентация щели выроста на внутренней поверхности створки варьирует от тангентальной до почти радиальной (табл. I, II).

Планктонный холодноводный вид, в олиготрофных и ультраолиготрофных озерах.

До последнего времени считался эндемиком оз. Байкал, имеет более широкий ареал — найден в озерах Забайкалья: Камканда, Огиендо, Соли, Орон.

S. meyeri относится к доминирующим видам пелагиали Байкала. Широко распространен по акватории озера. Интенсивное развитие происходит подо льдом, обычно в феврале—марте, с максимумом численности (1.5—3 млн кл./л) в апреле—мае и может продолжаться до июня при температуре воды 0.2—2 °С. В летнем планктоне в пелагиали озера численность вида не превышает 150 тыс. кл./л. Осенний пик численности выражен слабо (до 100 тыс. кл./л) или отсутствует. По сравнению с другими доминирующими диатомовыми Байкала — *Aulacoseira baicalensis* (K. Meyer) Sim. и *A. islandica* (O. Müll.) Sim. — массовое развитие *S. meyeri* в открытой части Байкала бывает менее регулярным. Максимальная численность *S. meyeri* в пелагиали Южного Байкала отмечалась весной 1968 г. (Поповская, 1977) и 2002 г. (до 2—3 млн кл./л).

В крупных заливах и на Селенгинском мелководье в отличие от открытых пространств озера этот вид является постоянным массовым компонентом весеннего планктона и имеет более растянутый период вегетации — с февраля по июль. Наибольшая численность *S. meyeri* зарегистрирована в южной части Малого моря (до 6 млн кл./л) (Поповская, 1989). На Селенгинском мелководье концентрация вида превышала 2 млн кл./л. Массовое развитие *S. meyeri* в заливах и на Селенгинском мелководье происходит при большем температурном диапазоне (от 0.2 до 5—10 °С), чем в пелагиали озера. В 1990—2002 гг. численность этого вида в крупных заливах и на Селенгинском мелководье стала значительно выше, в связи с чем значительно увеличилось количество этой диатомеи в пелагиали Среднего Байкала. Диатомовый анализ верхнего слоя донных отложений озера показал, что *S. meyeri* находится преимущественно в осадках Селенгинского мелководья (до 4.7 млн створок/г), где его доля составляет 26 % от всех диатомовых водорослей, и в небольшом количестве в осадках Средней котловины (Лихошвай и др., 2005). Для соров и притоков озера вид не характерен.

В горных озерах Забайкалья вид характеризуется низкой численностью (от нескольких сотен до 5 тыс. кл./л), наибольшая численность зарегистрирована нами в крупном для региона оз. Орон (20—50 тыс. кл./л). Встречается в планктоне весной и осенью.

Оптимальными зонами для вегетации вида в Байкале следует считать более мелководные районы (заливы, устья крупных рек, прибрежные участки озера), где он развивается в массе и откуда попадает в пелагиаль (Поповская, 1986, 1989; Likhoshway et al., 1996). В горных озерах водоросль также предпочитает развиваться в прибрежье, в местах впадения рек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Антипова Н. Л. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Исследования по микрофлоре и зоопланктону Байкала. М.; Л., 1963а. С. 12—28.

Антипова Н. Л. О колебаниях численности видов мелозиры в планктоне озера Байкал // Гидробиологические работы на водоемах Советского Союза: Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1963. Т. 18. С. 235—241.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 128 с.

Генкал С. И. Сравнительный морфологический и экологический анализы двух видов рода *Stephanodiscus* (*Bacillariophyta*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 5. С. 28—33.

Генкал С. И., Бондаренко Н. А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 10. С. 1588—1596.

Генкал С. И., Поповская Г. И. Новый представитель рода *Stephanodiscus* Ehr. (*St. binderanus* (Kütz.) Krieg. var. *baicalensis* Popovsk. et Genkal var. nov.) // Биол. внутр. вод. 1990. № 85. С. 27—31.

Козыренко Т. Ф., Хурсевич Г. К., Логинова Л. П. и др. *Stephanodiscus* Ehr. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб., 1992. Т. II. Вып. 2. С. 7—20.

Лихошвай Е. В., Помазкина Г. В., Костюковская А. О. и др. Распределение диатомовых водорослей в верхнем слое донных отложений озера Байкал // Геология и геофизика. 2005. Т. 46. № 1. С. 34—49.

Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951. Т. 1. Вып. 4. 619 с.

Поповская Г. И. Динамика фитопланктона пелагиали // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск, 1977. С. 5—39.

Поповская Г. И. Фитопланктон Баргузинского залива // Озера Баргузинской долины. Новосибирск, 1986. С. 86—95.

Поповская Г. И. Изменение фитопланктона Малого моря // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. № 1. С. 41—47.

Поповская Г. И., Генкал С. И., Лихошвай Е. В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. Новосибирск, 2002. 168 с.

Скабичевский А. П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960. 348 с.

Яснитский В. Н., Скабичевский А. П. Фитопланктон Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1957. Т. 15. С. 212—261.

Kriger W. Zur Biologie des Flüssplanktons. Untersuchungen über das Patamoplankton des Havelgebietes // Pflanzenforschung. 1927. N 10. P. 1—61.

Likhoshway Ye. V., Kuzmina A. Ye., Potyemkina T. G., Shimaraev M. N. The distribution of diatoms near a thermal bar in lake Baikal // J. Great Lake Res. 1996. Vol. 22. N 1. P. 5—14.

Round F. E. Stephanodiscus binderanus (Kütz.) Krieger or *Melosira binderana* Kütz. (*Bacillariophyta, Centrales*) // Phycologia. 1972. Vol. 11. P. 109—117.

Stoermer E. F., Kingston J. C., Sicko-Goad L. The morphology and taxonomic relationships of *Stephanodiscus binderanus* var. *oestrupii* (A. Cl.) A. Cl. // Nova Hedwigia. 1979. Vol. 64. P. 65—78.

Theriot E., Stoermer E. F. Principal component analysis of character variation in *Stephanodiscus niagarae* Ehrenb.: morphological variation related to lake trophic status // Proceed. 7th Intern. Diatom. Symp. / Ed. by D. G. Mann. Koeltz; Koenigstein, 1984. P. 97—111.

Theriot E., Yu-zao Qi, Jing-rong Yang, Ling-yang Ling. Taxonomy of diatom *Stephanodiscus niagarae* from a fossil deposit in Jingyu County, Jilin Province, China // Diatom Research. 1988. Vol. 3(1). P. 159—167.

SUMMARY

The morphological features of *Stephanodiscus meyeri* frustule are revealed. Data on the species ecology and the distribution range are defined more exactly. An extended diagnosis of the species is presented.

УДК 582.29 (470.324) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© **О. С. Меркулова**

ЛИШАЙНИКИ ГОРОДА ОРЕНБУРГА

O. S. MERKULOVA. THE LICHENS OF ORENBURG CITY

Институт степи УрО РАН
460000 Оренбург, ул. Пионерская, 11
Факс (3532) 77-44-32
E-mail: orensteppe@mail.ru
Поступила 25.02.2005
Окончательный вариант получен 21.03.2006

Выявлен видовой состав и представлен список лишайников г. Оренбурга, насчитывающий 71 вид. Дана краткая таксономическая, биоморфологическая и экологическая характеристика лихенофлоры. Показана роль зональности и пойменного лесного массива в формировании лихенофлоры города.

Ключевые слова: лишайники, степная зона, городская лихенофлора, г. Оренбург.

В последнее время большое внимание уделяется изучению флоры лишайников городов (Малышева, 1999, 2003а, б; 2004а, б; 2005; Скачко, 2003; Мучник, 2004, и др.). Особый интерес предоставляют оценка видового состава, состояния лишайников, выявление особенностей их распределения и сравнение лишайниковых сообществ городов, находящихся в разных ботанико-географических зонах.

Целью работы являлось изучение лихенофлоры г. Оренбурга, расположенного в степной зоне.

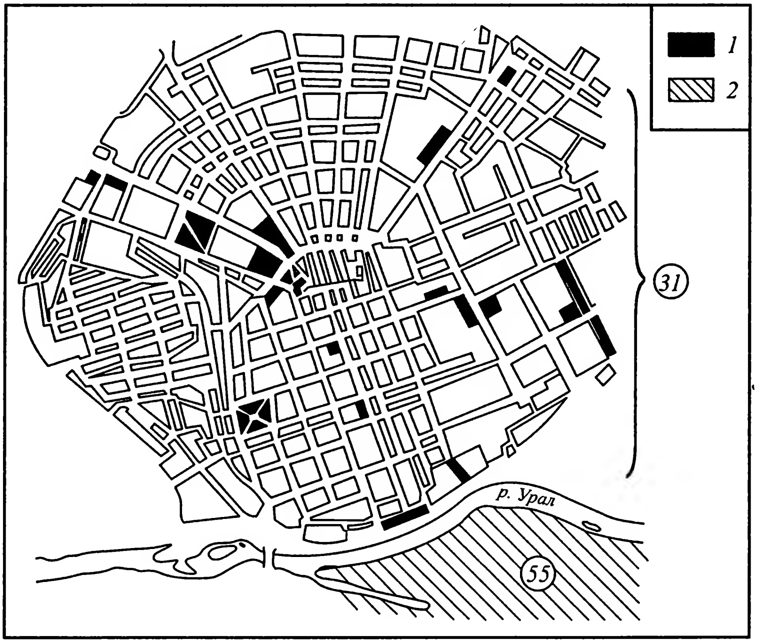
Материал и методика

Г. Оренбург находится в Южноуральском регионе на Сакмаро-Уральском и Кинельско-Сакмарском водоразделах (52°47′ с. ш., 55°07′ в. д.). Территория, занимаемая областным центром, расположена на правом и левом берегах Урала. Пойма Урала занята уремными лесами, садово-дачными участками и огородно-полевыми угодьями пригородных агрохозяйств (Чибилев, 1996). Площадь города составляет 340 км^2, население — 538.6 тыс. человек (Города..., 2005).

Город находится в зоне резко континентального климата, что проявляется в общем удлинении зимы, сокращении переходных периодов, увеличении морозоопасности в начале и конце лета. По количеству выпадающих осадков (462 мм в год) Оренбург относится к зоне недостаточного увлажнения. Дефицит влаги, резко-континентальный климат, повышенная ветровая активность и другие факторы способствуют формированию неблагоприятной обстановки по пыли и другим атмосферным загрязнителям, что отражается на состоянии и развитии биоты (Борисова, Гусева, 1997). Специфические особенности городских ландшафтов Оренбурга не позволяют рассматривать их как единую экологическую систему. Это, скорее, совокупность различных биотопов, различающихся по своим почвенным, климатическим, орографическим, биохимическим параметрам, по степени и характеру антропогенного воздействия (Цыцура и др., 1999).

Согласно схеме ботанического районирования (Атлас..., 1993), Оренбург располагается в степной зоне, подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей. На территории города представлены травянистые и древесно-кустарниковые сообщества. В Оренбурге имеются 6 парков, 5 бульваров, 8 садов, 28 скверов, 4 зеленые зоны общей площадью 200.16 га (Макарова, 2000). Наиболее озелененной является центральная часть города (см. рисунок). Площадь зеленых насаждений общего пользования на одного жителя областного центра составляет 2.6 м^2, что намного ниже существующих норм — 8 м^2 (Окружающая..., 1999). Состояние имеющихся зеленых насаждений заметно ухудшается из-за недостаточного ухода и антропогенного прессинга, многие деревья гибнут в молодом возрасте, рост других замедляется (Макарова, 2000).

Наиболее крупным парком в черте города является лесопарк «Зауральная роща» (см. рисунок), представляющий собой крупный массив естественного происхождения пойменного типа общей площадью 50—80 га. С начала XIX в. и до настоящего времени парк является зоной отдыха горожан. Основные лесообразующие породы здесь: *Populus alba* L., *P. nigra* L., *Acer negundo* L., *A. tataricum* L., *Fraxinus excelcior* L., *Ulmus glabra* Huds ., *U. laevis* Pall. (Цыцура и др., 1999). Местами можно встретить *Betula pendula* Roth., *B. pubescens* Ehrh., *Quercus robur* L., *Caragana arborescens* Lam., *Robinia pseudo-acacia* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst. Кустарниковый ярус представлен *Rosa majalis* Herrm., *R. canina* L., *Spiraea crenata* L. (Цыцура и др., 1999).



Распределение лишайников в центральной части г. Оренбурга.

1 — сады, парки, скверы; *2* — лесопарк «Зауральная роща». Цифры в кругах — число видов лишайников.

Лихенологические исследования в г. Оренбурге проводились нами в период с 1999 по 2004 г. маршрутным методом. Исследованием охвачены центральная часть города, лесопарк «Зауральная роща», поселки Кузнечный, Южный, Маяк, Степной, Восточный-1 и Промышленный район. Часть территории города (25 %) занята новостройками, хозяйствами и предприятиями. Нами изучались сады и парки, жилые кварталы, пустыри, промышленная зона и транспортные магистрали. Обследованы такие субстраты, как кора деревьев, древесина, камни. К каменистым субстратам ввиду небольшого количества естественных каменистых выходов на территории города включался и искусственный субстрат — бетон, цемент, кирпич, каменные постройки и т. п.).

Всего собрано 950 образцов лишайников, которые хранятся в лихенологических гербариях Института степи УрО РАН (ORIS) и Оренбургского государственного аграрного университета (ОГАУ). Проверка определения осуществлялась в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН и Полярно-альпийском ботаническом саду-институте (ПАБСИ) КНЦ РАН. При обработке материала использовались общепринятые методы, номенклатура таксонов дана по сводкам J. Hafellner, R. Türk (2001) и R. Santesson с соавт. (2004), классификация порядков и семейств — по «Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi» (2001). Сокращения фамилий авторов названий таксонов приведены по работе P. M. Kirk, A. E. Ansell (1992).

Результаты и обсуждение

На территории г. Оренбурга выявлен 71 вид лишайников, относящихся к 35 родам, 15 семействам, 6 порядкам отдела *Ascomycota*. Род *Lepraria* Ach. имеет неясное положение в порядке *Lecanorales*.

В списке виды приведены в алфавитном порядке, цифрами обозначены: 1 — современные сады и парки, 2 — лесопарк «Зауральная роща», 3 — жилые кварталы, 4 — промышленная зона, 5 — транспортные магистрали, 6 — пустыри.

Acarospora cervina A. Massal. — песчаник (6).

A. macrospora (Hepp) A. Massal. ex Bagl. — сцементированный песчаник (1).

Anaptychia ciliaris (L.) Körb. — кора тополя (1).

Arthonia radiata (Pers.) Ach. — кора вяза, древесина (2).

Aspicilia contorta (Hoffm.) Kremp. — камни (6).

A. desertorum (Kremp.) Mereschk. — песчаник и мелкие камни (3).

A. moenium (Vain.) G. Thor et Timdal — камни, песчаник, бетон (3).

Buellia disciformis (Fr.) Mudd — кора тополя, липы (2).

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — кора вяза, тополя (1, 2).

C. decipiens (Arnold) Blomb. et Forssell — камни, бетон, шифер (3).

C. pyracea (Ach.) Th. Fr. — кора вяза, клена, тополя, древесина, камни (2, 3, 4).

C. saxicola (Hoffm.) Nordin. — камни (2, 3).

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. — кора, древесина, камни, искусственный субстрат (1—6).

C. xanthostigma (Ach.) Lettau — кора вяза, тополя, древесина (1, 2).

Cladonia coniocraea (Flörke) Spreng. — древесина, почва (2).

C. fimbriata (L.) Fr. — древесина, почва (1, 2, 3).

C. rei Schaer. — почва (2, 6).

Dimelaena oreina (Ach.) Norman — камни (6).

Evernia mesomorpha Nyl. — кора березы, сосны, древесина (1, 2).

E. prunastri (L.) Ach. — кора березы, сосны, тополя (1, 2).

Hypocenomyce scalaris (Ach.) M . Choisy — кора березы, сосны, древесина (1, 2).

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. — кора березы, тополя, сосны, древесина (1, 2).

Lecanora allophana Nyl. — кора тополя, липы, клена (2).

L. dispersa (Pers.) Sommerf. — древесина, камни, бетон (2).

L. hagenii (Ach.) Ach. — кора тополя, вяза, липы, древесина (1—5).

L. impudens Degel. — кора тополя (2).

L. populicola (DC.) Duby — кора тополя (2, 3).

L. symmicta (Ach.) Ach. — кора, древесина (2).

L. varia (Hoffm.) Ach. — кора тополя, березы, сосны, древесина (2).

Lecidella euphorea (Flörke) Hertel — кора тополя (1, 2).

Lepraria sp. — древесина, камни (2).

Lobothallia alphoplaca (Wahlenb.) Hafellner — камни, песчаник (6).

Melanelia exasperatula (Nyl.) Essl. — кора тополя, березы (1, 2, 3).

M. glabra (Schaer.) Essl. — кора дуба, березы, вяза, тополя (1, 2).

M. olivacea (L.) Essl. — кора тополя, дуба, древесина (1, 2, 3).

M. subargentifera (Nyl.) Essl. — кора дуба, тополя, березы, ивы (1, 2, 3).

Naetrocymbe punctiformis (Pers.) R. C. Harris — кора вяза, липы (2).

Neofuscelia ryssolea (Ach.) Essl. — камни, почва (6).

Parmelia sulcata Taylor — кора березы, дуба, тополя, сосны, древесина (1—5).

Parmeliopsis ambigua (Wulfen) Nyl . — кора березы, сосны, древесина (1, 2).

Peltigera didactyla (With.) J. R. Laundon — почва (6).

Phaeophyscia nigricans (Flörke) Moberg — кора вяза, липы, древесина (1, 2, 3).

P. orbicularis (Neck.) Moberg — кора тополя, дуба, вяза, березы, древесина, камни, бетон (1—5).

P. ciliata (Hoffm.) Moberg — кора тополя (2).

Phlyctis argena (Spreng.) Flot. — древесина (2).

Physcia adsendens (Fr.) H. Olivier — кора вяза, дуба, древесина, камни (1—5).

P. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. — кора тополя, березы, дуба (2).

P. caesia (Hoffm.) Fürnr. — кора березы, тополя (1, 2).

P. dimidiata (Arnold) Nyl. — кора тополя, вяза (2).

P. dubia (Hoffm.) Lettau — камни, бетон (2).

P. stellaris (L.) Nyl. — кора березы, тополя, дуба, черемухи, камни, шифер (1—6).

Physconia detersa (Nyl.) Poelt — кора тополя (1).

P. distorta (With.) J. R. Laundon — кора дуба, вяза, клена, тополя, древесина (1, 2).

P. enteroxantha (Nyl.) Poelt — кора дуба, древесина (1, 2).

P. perisidiosa (Erichsen) Moberg — кора дуба, клена (1, 2).

Protoparmeliopsis muralis (Schreb.) M. Choisy — камни, бетон, шифер (1, 6).

Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf. — кора сосны, березы, древесина (1, 2).

Ramalina pollinaria (Westr.) Ach. — кора березы (1).

Rinodina bischoffii (Hepp.) A. Massal. — бетон (6).

R. pyrina (Ach.) Arnold — кора вяза, древесина (2).

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vĕzda — кора березы, сосны, древесина, бетон (1—6).

Usnea hirta (L.) Weber ex F. H. Wigg. — кора березы (2).

Verrucaria calciseda DC. — камни (6).

V. muralis Ach. — песчаник, камни (6).

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai — кора березы, сосны, древесина (1, 2).

Xanthoparmelia somloensis (Gyeln.) Hale — камни, почва (6).

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — кора тополя, вяза (2).

X. fallax (Hepp) Arnold — кора вяза (2).

X. elegans (Link.) Th. Fr. — камни (6).

X. parietina (L.) Th. Fr. — кора тополя, вяза, ивы, древесина, камни, бетон (1—6).

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber — кора тополя, дуба, древесина, камни (1—5).

Большинство найденных видов (57, или 80.3 %) принадлежит к порядку *Lecanorales*. Порядок *Teloschistales* содержит 9 видов (12.7 %); в порядке *Verrucariales* 2 вида (2.8 %), порядки *Arthoniales*, *Peltigerales*, *Pleosporales* представлены 1 видом каждый (по 1.4 %).

Наиболее крупными являются семейства *Physciaceae*, насчитывающее 18 видов (25.4 %), и *Parmeliaceae* (13 видов, или 18.3 %). Одинаково участие семейств *Lecanoraceae* и *Teloschistaceae* (по 9 видов, 12.7 %). В спектре семейств представлены также *Hymeneliaceae* (4 вида, 5.6 %), *Cladoniaceae*, (3 вида, 4.2 %), *Acarosporaceae*, *Candelariaceae*, *Verrucariaceae* (по 2 вида, 2.8 %) и одним видом (по 1.4 %) семейства *Arthoniaceae*, *Lecideaceae*, *Naetrocymbaceae*, *Peltigeraceae*, *Phlyctidaceae*, *Ramalinaceae*.

По числу родов в семействе преимущество у *Parmeliaceae* (9 родов); в сем. *Physciaceae* 7 родов, *Lecanoraceae* — 4, *Teloschistaceae* — 2, 9 семейств представлены 1 родом. Родовой коэффициент (отношение числа видов к числу родов) в среднем составляет 2. Выше среднего этот показатель в семействах *Teloschistaceae* (4.5), *Cladoniaceae* (3), *Lecanoraceae* (2.3), *Physciaceae* (2.4). К ведущим родам, содержащим не менее 4 видов, относятся *Lecanora* (7 видов), *Physcia* (6), *Xanthoria* (5), *Melanelia*, *Physconia*, *Caloplaca* (4).

На изученной территории наиболее хорошо представлены накипные лишайники (33 вида, 46.5 %); несколько меньше доля участия листоватых (26 видов, 36.6 %) и кустистых жизненных форм (11 видов, 15.5 %). Лишайников с чешуйчато-кустистой жизненной формой всего 3 вида (*Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata*, *C. rei*), с чешуйчатой — 1 вид (*Hypocenomyce scalaris*).

Среди лишайников г. Оренбурга можно выделить 8 эколого-субстратных групп. Наиболее крупной является группа эпифито-эпиксилов, заселяющих кору живых деревьев и обработанную древесину, — 25 видов (35.2 %). Эпифитами является 21 вид (29.6 %). Несмотря на плохое озеленение города, более 2/3 лихенофлоры связано с древесным субстратом, и в сложившихся условиях он играет важную роль в распространении лишайников. Большинство эпифитов встречается как минимум на двух породах деревьев или не имеют четкой приуроченности к форофиту. Отметим также небольшое заселение лишайниками кустарников.

Облигатным эпиксилом, отмеченным нами на пнях и валеже, в Оренбурге является 1 вид — *Phlyctis argena*, обычно растущий на коре деревьев.

К эпилитам, занимающим каменистые субстраты естественного и искусственного происхождения, относятся 18 видов (25.4 %). 8 видов было обнаружено на редких в черте города выходах песчаников (*Acarospora cervina* , *A. macrospora*, *Aspicilia desertorum*, *A. contorta*, *Lobothallia alphoplaca*, *Verrucaria calciseda*, *V. muralis*, *Xanthoria elegans*), остальные лишайники встречены на искусственном субстрате. Интересно нахождение *A. moenium*, *Caloplaca decipiens*, *C. saxicola*, *Dimelaena oreina*, *Rinodina bischoffii*.

Менее всего в городских условиях заселена лишайниками почва, что, по-видимому, связано с сильной антропогенной нагрузкой. На территории города нами встречено 6 видов эпигеидов (8.5 %), из которых *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata* отмечены также на древесине, а *Neofuscelia ryssolea* и *Xanthoparmelia somloensis* обычны также на мелких камнях и щебнистой почве. На открытых крупных пустырях и остепненных участках, где сохранились естественные местообитания, встречены *Cladonia rei* и *Peltigera didactyla*. Отметим, что это виды, характерные для степной зоны.

Группа эврисубстратных лишайников, осваивающих 3 и более типов субстратов, насчитывает 8 видов (11.3 %). Это довольно распространенные на изученной территории лишайники: *Caloplaca pyracea*, *Candelariella aurella*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*.

Все эпифиты и эпифито-эпиксилы встречены на территории лесопарка «Зауральная роща», что подтверждает важность крупных массивов в формировании лихенофлоры городов (Бязров, 1996; Малышева, 2003а). Данный пойменный массив, являющийся интразональным элементом растительности, определяет видовой состав эпифитных лишайников города, так как из него идет расселение большинства видов в сады и парки. Только здесь обитают такие виды, как *Anaptychia ciliaris*, *Arthonia radiata*, *Buellia disciformis*, *Lecanora allophana*, *L. dispersa*, *L. symmicta*, *L. varia*, *Lepraria* sp., *Naetrocymbe punctiformis*, *Phaeophyscia ciliata*, *Phlyctis argena*, *Physcia aipolia*, *P. dubia*, *Physconia detersa*, *Ramalina pollinaria*, *Rinodina pyrina*, *Usnea hirta*, *Xanthoria candelaria*, *X. fallax*. Таким образом, 26.8 % лишайников Оренбурга известны пока лишь для «Зауральной рощи». Всего же на территории парка обнаружено 55 видов, что составляет 77.5 % от общего числа лишайников города. Большинство видов произрастает на *Betula pendula* и *Populus alba*.

Наиболее обычны в городских парках *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Xanthoria parietina*. В более зрелых (свыше 30 лет) березово-кленовых посадках отмечен 31 вид лишайников. Среди них можно назвать редкие для города виды: *Evernia mesomorpha*, *E. prunastri*, *Hypocenomyce scalaris*, *Lecidella euphorea*, *Melanelia exasperatula*, *Parmeliopsis ambigua*, *Pseudevernia furfuracea*, *Vulpicida pinastri*. Из-за недостаточного ухода некоторые парки находятся в запущенном состоянии, что способствует созданию благоприятных условий (например, большего увлажнения) для развития лишайников.

В жилых кварталах на различных субстратах отмечено 19 видов лишайников. По мере удаления от поймы Урала снижается увлажнение и наблюдается резкое сокращение видового разнообразия эпифитов (до 10) с одновременным возрастанием числа эвритопных форм и видов, осваивающих искусственные субстраты. Здесь отмечены единичные находки *Melanelia exasperatula*, *M. olivacea*, *M. subargentifera*. По трансекте «центр-окраина» в жилых кварталах происходит уменьшение числа видов лишайников, связанное не только с изменением увлажнения, но и возрастом субстрата, поскольку периферийная часть города занята в основном новостройками с небольшим количеством молодых посадок. Освоение лишайниками этих местообитаний только начинается.

Наиболее широко распространены (встречены вдоль транспортных магистралей, в посадках промышленных зон) и устойчивы к загрязнению воздуха в условиях Оренбурга следующие лишайники: *Caloplaca pyracea*, *Candelariella aurella*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia stellaris*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, но они немногочисленны. По-видимому, эти виды и формируют специфическое синантропное ядро городской флоры лишайников (Малышева, 2003а; 2005; Мучник, 2003).

Хотя город располагается в степной зоне, роль аридного элемента на исследуемой территории незначительна (5 видов, или 7 %). Сложившийся неморально-бореальный лихенокомплекс (33.8 и 32.3 % каждого геоэлемента соответственно) обусловлен присутствием в черте города пойменного массива и больше характеризует именно его. Значительно участие мультизонального элемента (22.52 %). Непосредственно в центральной части города, примыкающей к р. Урал, заметно преобладание лесных видов и только на окраинах можно встретить широко распространенные в степях Оренбуржья виды *Acarospora cervina*, *Aspicilia desertorum*, *Dimelaena oreina*, *Lobothallia alphoplaca*, *Neofuscelia ryssolea*, *Xanthoparmelia somloensis*. Присутствие именно этих видов отличает лихенофлору г. Оренбурга от таковой других крупных городов России, расположенных севернее.

В целом же лихенофлора Оренбурга имеет черты, характерные для других городов России: 1) высокий статус семейств *Physciaceae*, *Lecanoraceae* и *Teloschistaceae* на фоне малого количества семейств, родов и видов лишайников; 2) большое число эвритопных видов и снижение доли облигатных эпифитов; 3) преобладание широко распространенных видов.

Заключение

Таким образом, на территории г. Оренбурга обнаружен 71 вид лишайников, большинство которых связано с интразональным пойменным лесным массивом. Территории города, отдаленные от поймы р. Урал, достаточно плохо освоены эпифитами, что обусловлено климатическим градиентом (снижением увлажнения), небольшим разнообразием и незначительным возрастом субстрата, зональными особенностями. Зональные черты лихенофлоры проявляются на периферии города, где происходит проникновение эпигейных и эпилитных видов, обычных в степных сообществах.

Благодарности

Автор выражает благодарность Н. В. Малышевой, а также сотрудникам Лаборатории лихенологии и бриологии БИН РАН за ценные научные консультации, Г. П. Урбанавичюсу (ПАБСИ КНЦ РАН) за помощь в определении лишайников и внимательное прочтение рукописи, а также студентам ОГАУ, принявшим активное участие в сборах образцов лишайников города, и преподавателю И. В. Быстрову за всестороннюю поддержку при проведении исследования.

Работа была завершена при поддержке Фонда содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас Оренбургской области. Федеральная служба геодезии и картографии России. М., 1993. 40 с.

Борисова Л. Б., Гусева О. Н. Качество атмосферы промышленного центра и возможность использования растений в системе биологического мониторинга // Вертикаль: Вестн. молодой науки Урала. Оренбург, 1997. Т. 2. № 2. С. 85—92.

Бязров Л. Г. Видовое разнообразие лишайников г. Москвы // Бюл. МОИП (сер. биол.). 1996. Т. 101. № 3. С. 68—77.

Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М., 2002. 336 с.

Веденеев А. М. Флора лишайников Волгоградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 22 с.

Города и районы Оренбургской области: Статистический сборник. Территориальный орган Федеральной службы государственной статистики по Оренбургской области. Оренбург, 2005. 298 с.

Макарова Н. Н. Флора и растительность урбанизированной территории степной зоны Южного Урала (на примере г. Оренбурга): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Оренбург, 2000. 19 с.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003а. 100 с.

Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России // Бот. журн. 2003б. № 10. С. 40—50.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 1. Краткий анализ лихенофлоры. Бот. журн. 2004а. Т. 89. № 7. С. 1070—1077.

Малышева Н. В. Лишайники города Пскова. 3. Особенности распределения лишайников на городской территории // Бот. журн. 2004б. Т. 89. № 10. С. 1606—1611.

Малышева Н. В. Лишайники городов Европейской России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 38 с.

Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 59—67.

Мучник Е. Э. Тенденции антропогенной трансформации лихенофлор // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда РБО. Т. 1. Барнаул, 2003. С. 179—181.

Мучник Е. Э. Лишайники города Воронежа // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4. С. 614—624.

Окружающая среда города Оренбурга (проблемы, решения, перспективы). Оренбург, 1999, 48 с.

Пауков А. Г. Лихенофлора урбоэкосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2001. 18 с.

Скачко Е. И. Лишайники степной и лесостепной зон Алтайского края и их использование для биоиндикации состояния окружающей среды: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2003. 18 с.

Цыцура А. А., Боев В. Н., Куксанов В. Ф., Старокожева Е. А. Комплексная оценка качества атмосферы промышленных городов Оренбургской области. Оренбург, 1999. 168 с.

Чибилев А. А. Природное наследие Оренбургской области. Оренбург, 1996. 382 с.

Hafellner J., Türk R. Die lichenisierten Pilze Österreichs — eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben // Stapfia. 2001. Bd 76. P. 3—167.

Kirk P. M., Ansell A. E. Authors of fungal names. Plymounth, 1992. 95 c.

Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O. Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi / Ed. by P. M. Kirk et al. CABI Publishing. Wallingford, 2001. 655 p.

SUMMARY

The species composition of Orenburg city lichens is studied, the list of Orenburg city lichens, comprising 66 species, is presented. Brief taxonomic, biomorphological and ecological descriptions of the lichen flora are given. The role of flood-plain forest in forming of the city lichen flora is elucidated.

УДК 581.44 + 581.45

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© О. В. Григорьева

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗВИТИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР У *DRABA HIRTA* (*BRASSICACEAE*) И ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ ФАКТОРЫ

O. V. GRIGORYEVA. DEVELOPMENTAL VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL STRUCTURES IN *DRABA HIRTA* (*BRASSICACEAE*) AND ITS DETERMINATIVE FACTORS

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы

Поступила 26.05.2005
Окончательный вариант получен 01.02.2006

Draba hirta L. — малолетнее самоопыляющееся растение. Форма листа, высота цветоноса, количество боковых ветвей и листьев на цветоносе являются признаками с широким диапазоном изменчивости, меняющимися в зависимости от внешних условий. При СЭМ исследовании морфогенеза волосков, образующих опушение листьев, обнаружено, что число лучей звездчатых волосков и вторичное их ветвление — также изменчивые признаки, не пригодные для разграничения близких видов. Выделено 2 типа морфогенеза волосковых клеток, один из которых ведет к образованию простых и вильчатых волосков, а другой — к образованию звездчатых волосков с различным числом лучей 1-го и 2-го порядов, зависящим от малых случайных флуктуаций формы волосковых клеток, возникающих в ходе морфогенеза.

Ключевые слова: *Draba hirta*, морфогенез, побег, листья, опушение, изменчивость.

Особенности биологии растений рода *Draba*, одного из самых крупных родов сем. *Brassicaceae*, до сих пор изучены довольно слабо. Сравнительно недавно стала изучаться изменчивость признаков у растений этого рода. Однако данных по этому вопросу крайне мало.

D. hirta L. — растение с циркумполярным ареалом, преимущественно субарктическим, встречающееся также в горах Южной Сибири. Образует небольшие рыхлые дерновинки; большинство листьев собрано в прикорневые розетки. Листья от продолговато-эллиптических до яйцевидных или обратнояйцевидных, цельнокрайные или с немногочисленными зубцами, опушены звездчатыми, иногда простыми и вильчатыми волосками. Цветоносы прямостоячие, простые или разветвленные, как правило облиственные, редко (у мелких растений) лишены листьев. Цветки белые. Стручочки продолговатые, около 2 мм шир. и 7—9 мм дл., голые или опушенные простыми и (или) двураздельными волосками. Столбик 0.3—1 мм дл.

D. hirta считается видом, который идентифицируется сравнительно легко. Но еще А. И. Толмачев (1975) отмечал сильную изменчивость высоты цветоносов, количества листьев на них и густоты опушения листьев. В ряде случаев он считал причиной изменчивости гибридизацию с другими видами рода (Толмачев, 1939, 1975). Между тем путем постановки опытов в культуре было показано, что большинство представителей рода, включая *D. hirta*, являются самоопыляющимися растениями, а их искусственно полученные межвидовые гибриды стерильны и не завязывают плоды (Mulligan, Findlay, 1970). Более того известны популяции растений с разными хромосомными числами — 2n = 64 и 80 (Mulligan, 1976). Таким образом, «гибриды» Толмачева — не что иное, как растения с нетипичным обликом. Приходится признать, что границы этого вида не столь очевидны, а идентификация растений может быть осложнена внутривидовой изменчивостью еще сильнее, чем предполагал Толмачев.

Существуют природные области, где «странные» растения встречаются чаще. Например, Толмачев (1975) отмечал большое количество «гибридов» *D. hirta* и *D. cinerea* Adams в южных частях ареалов обоих видов. Он писал, что в приуральской части ареала «гибридогенные растения могут преобладать над „чистыми" родительскими формами». По моим неопубликованным наблюдениям, в гербарии из центральной Якутии и Хабаровского края тоже много растений, отличающихся от типичных для данного вида растений прежде всего опушением.

Отклонение растений от типичного облика в южных частях ареала заставляет предположить, что многие признаки изменчивы в гораздо более широких пределах, чем принято считать, а их изменчивость связана не только с условиями произрастания растений, но также с пластичностью морфогенеза структур, признаки которых обыкновенно используются в систематике растений рода *Draba*.

Задачей настоящей работы является изучение основных направлений индивидуальной изменчивости морфологических признаков *D. hirta*, используемых в систематике рода, путей и способов их формирования, в том числе при изменении условий произрастания растений.

Материал и методика

Для изучения изменчивости использован гербарный материал из разных регионов, представленный в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ), Главного ботанического сада РАН им. Цицина (ГБС), Всероссийского института лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР), а также живые растения из природных популяций Южного Ямала. Рассматривались следующие признаки: форма роста, продолжительность жизни, форма листьев розетки и цветоносов, число листьев на цветоносе, размер розеток, высота цветоносов, опушение листьев розетки и листьев на цветоносе с нижней и верхней сторон, разветвленность и опушение цветоносов, опушение стручков. Особое внимание было уделено опушению листьев как одному из важнейших признаков. Продолжительность жизни особи определялась по числу остатков розеток прошлых лет на размоченном гербарии с Ямала и Западного Саяна и по сухому гербарию в коллекциях.

Особенности биологии и жизненный цикл *D. hirta* изучались в природной популяции Южного Ямала. Там же был поставлен опыт по изоляции растений для проверки их способности к самоопылению. Так как у некоторых крупок отмечена стерильность плодов при повышении температуры выше некоторого предела (Григорьева, 2005), важно было изолировать растения так, чтобы не произошло их перегрева. Растения изолировали на стадии бутонизации «домиками» из тонкого продуваемого капронового чулка, нижняя часть которых плотно прижималась к земле металлическими скобами. Контролем служили растения, растущие рядом с изолированными.

Для постановки опыта по пересадке растений в 2003 г. с Южного Ямала были привезены растения с незрелыми плодами и посажены в Ботаническом саду МГУ им. Ломоносова для дальнейших наблюдений. После созревания семян был осуществлен их посев.

Для более детального изучения строения волосков и особенностей их развития использовался сканирующий электронный микроскоп (СЭМ). Для того чтобы составить представление об изменчивости форм взрослых волосков, использовался сухой гербарный материал. Кусочки листьев наклеивались на столики и напылялись золотом.

Листья для исследования морфогенеза волосков опушения взяты с ямальских растений, посаженных в Ботаническом саду МГУ. Молодые, еще не развернувшиеся листья, фиксировали смесью 4%-го глутарового альдегида и 2%-го раствора осмиевой кислоты 1 : 1 в течение 18—20 ч в холодильнике, после чего переносили в 4%-й раствор глутарового альдегида на однократном буфере PBS (Phosphate Buffer Saline, фирма ICN). Метод предложен Н. С. Лучинской (личное сообщение). При фиксации необходимо, чтобы материал сразу же был погружен под слой фиксатора. В дальнейшем зафиксированный материал отмывался буфером PBS и проводился через серию спиртов возрастающей концентрации и ацетон. Сушка материала проводилась из 100%-го ацетона методом «критической точки». Высушенный материал наклеивался на столики для электронной микроскопии, напылялся золотом и просматривался на СЭМ «Hitachi» или «CamScan».

В работе мы широко используем понятие «морфогенез». Учитывая возможные разночтения в трактовке этого термина разными исследователями, оговорим, что в настоящей работе мы придерживались определения из последнего издания справочника «Биоморфология растений»: «Морфогенез — процесс формообразования (заложение, рост и развитие) у растительных структур различного уровня: органов, тканей и клеток; в биоморфологии понятие „морфогенез" используется для обозначения процесса развития побегов или их систем, корней, листьев, реже — формы жизненной» (Жмылев и др., 2002, с. 113).

Результаты и обсуждение

Распространение. Обширный ареал *Draba hirta* образован изолированными популяциями. Даже в пределах одного района эти популяции могут быть разделены десятками километров. В первую очередь это связано с тем, что для произрастания данного вида необходимы участки с разреженной растительностью, не затененные, с умеренным, но постоянным увлажнением в течение вегетационного сезона. Такие участки в природе встречаются нерегулярно. Вторая причина заключается в отсутствии у всех представителей данного рода специальных приспособлений для переноса семян. Иногда перенос семян на большие расстояния происходит случайно (например, вместе с грунтом при прокладке дорог). Возможно, семена могут распространяться северными оленями при поедании растений с плодами.

Таким образом, бóльшая часть семян не покидает пределов данной популяции. В результате создаются все условия для генетической изоляции популяций и накопления генетически закрепленных особенностей растений в пределах изолированных участков местности.

Система скрещивания. Даже в пределах одной ценопопуляции обмен генетическим материалом между особями крайне затруднен. В условиях Арктики *D. hirta* цветет довольно рано, когда еще очень неустойчивая погода не всегда позволяет опылителям вести активную жизнь. Для проверки способности *D. hirta* к самоопылению (Mulligan, Findlay, 1970) были проведены опыты по изоляции растений в природных условиях (Южный Ямал). Все изолированные растения завязали плоды, причем количество завязавшихся стручков и количество жизнеспособных семян в опыте и контроле не различались.

Строение и рост побегов. Растения *D. hirta* — симподиально ветвящиеся, с дициклическими, редко трициклическими побегами (рис. 1). За год побег образует одну розетку из 8—13 листьев. Розеточные участки разделяются 2—3 более длинными (1.1—10 мм дл.) междоузлиями, которые образуются, когда растение весной трогается в рост, как в случае симподиальных, так и в случае моноподиальных (у ди- и трициклических побегов) приростов. Такая структура приростов позволяет определить возраст растения, подсчитав число розеточных участков в системе замещающих побегов. Размер междоузлий розетки составляет 0.1—1 мм. Цветоносы верхушечные, простые или ветвистые. Число листьев на цветоносах, а также количество и порядок его боковых ветвей, т. е. мощность побега, определяется диаметром розетки. Диаметр розетки генеративных растений варьируют от 1 до 6 см и зависит от условий произрастания (см. ниже). При диаметре розетки меньше 1 см побег не цветет, независимо от стадии онтогенеза растения.

Изменчивость онтогенеза. Семена *D. hirta* прорастают без стратификации. Сроки прорастания различны. В культуре появление новых особей на месте посева происходило в течение всего вегетационного сезона. До первого цветения растение представляет собой розетку с моноподиальным ростом, после этого растение сим-

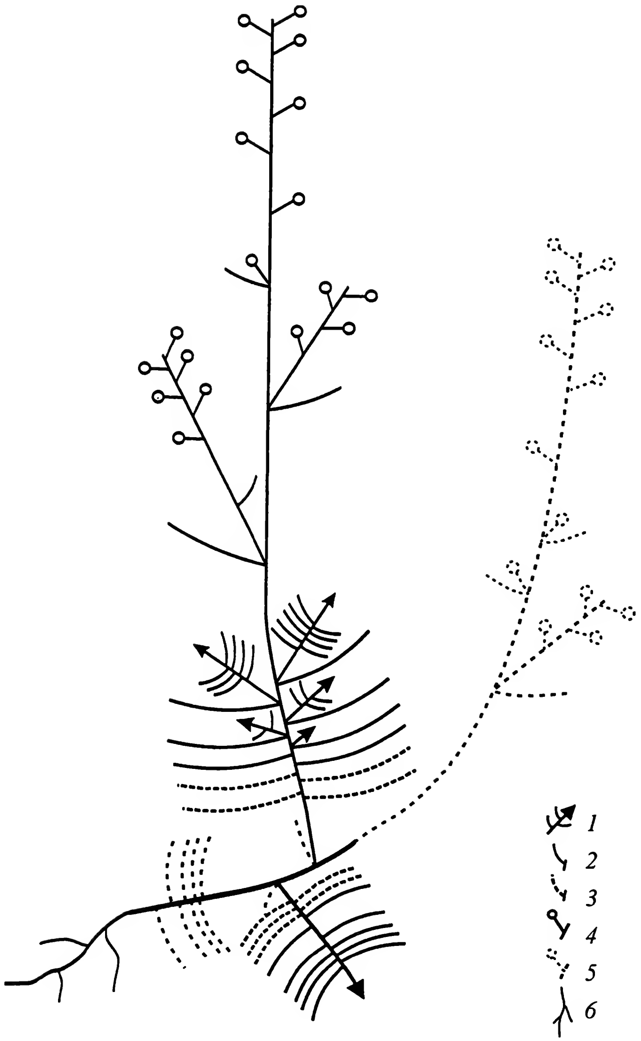


Рис. 1. Схема строения побегов *Draba hirta*.

1 — растущие побеги, удлиненно-розеточные и розеточные; *2* — листья; *3* — отмершие листья; *4* — цветок; *5* — отмерший цветок; *6* — корень.

подиально ветвится. Особи *D. hirta* в культуре зацветают уже на 2-й год жизни, в природе — на 2—3-й годы. Продолжительность жизни особей колеблется от 4—5 до 8—10 лет. Особи с более коротким онтогенезом относятся к двум совершенно разным группам. В первую входят угнетенные растения, отмирающие уже после 2-го или 3-го цветения, с розетками, диаметр которых меньше 1.5 см. Вторую, напротив, образуют очень мощные растения с диаметром розеток больше 4 см, которые в первые годы жизни цветут настолько обильно, что уже после 2-го или 3-го плодоношения также гибнут или образуют крайне слабые побеги замещения, постепенно отмирающие. Таким образом, группу более долгоживущих растений составляют особи, средние по мощности. Постгенеративный период выражен не у всех особей. Часть растений отмирает сразу после плодоношения. У других по мере старения образуются многочисленные, но мелкие, постепенно отмирающие побеги замещения. В целом же растение следует отнести к группе малолетних растений.

Изменчивость признаков побегов и листьев, связанная с условиями произрастания растений

Изменчивость формы роста вегетативных частей побегов и соцветий в природных условиях. Дерновинки *D. hirta* при произрастании в разных условиях имеют разную длину побегов и соответственно разную плотность. Длина побега в большой мере определяется размером гипоподия и 1—2 вышерасположенных междоузлий, более длинных по сравнению с остальными. В более сухих условиях годичные приросты более короткие, соответственно дерновинки более плотные. В более влажных условиях приросты побегов больше (междоузлия более длинные), дерновинки получаются более рыхлыми. Влажность определяет и появление придаточных корней, которые в более сухих условиях не развиваются. Форма с более длинными побегами образуется также при частичном засыпании растения рыхлым грунтом. В этом случае увеличение прироста возникает, когда побеги прорастают на поверхность из-под осыпавшейся земли. Как правило, в этом случае на подземной части побегов образуются придаточные корни. Очень сильно вытягиваются побеги, если дерновинка начинает зарастать мхами и лишайниками. При этом диаметр розеток уменьшается, а большинство побегов становится полициклическими. Чаще всего крупка не выдерживает конкуренции и погибает.

Нередко у *D. hirta* бывают извилистые цветоносы. В «Определителе растений Тувинской АССР» (Красноборов, 1984) близкие виды *D. hirta* и *D. subamplexicaulis* C. A. Mey. разграничиваются по этому признаку. Наблюдения показали, что цветоносы становятся искривленными (извилистыми) в двух случаях. Первый — при наступлении холодов во время роста соцветия. В холод цветоносы поникают, а при потеплении продолжают рост, сохраняя получившийся изгиб. Если похолодания и оттепели чередуются, таких изгибов возникает несколько. Во втором случае изгиб цветоносов происходит при временной сухости почвы или жаркой погоде. Побеги поникают на жаре, а потом выпрямляются, сохраняя изгиб. Таким образом, использовать этот признак для разграничения видов не следует.

Изменения, произошедшие с растениями после пересадки. При пересадке растений с Южного Ямала в Ботанический сад МГУ продолжительность сезона их вегетации увеличилась в 2 раза. Уже в течение первого лета (с июля по сентябрь) заметно увеличился диаметр розеток. На Ямале средний размер розетки был 2.14 ± 0.61 см. У пересаженных растений он стал 3.38 ± 0.79 см. Когда в следующем году растения зацвели, почти у всех растений на цветоносах были ветви 2-го, а у двух особей — и 3-го порядков, тогда как в условиях Ямала цветоносы большинства растений были простыми или с недоразвитыми побегами 2-го порядка. Число боковых ветвей соцветия у пересаженных растений доходило до 6, а на Ямале — только до 3. Число листьев на оси цветоноса 1-го порядка у пересаженных растений было 3—6, а у ямальских растений — 1—4. Высота цветоносов у пересаженных растений увеличилась незначительно: на Ямале средняя высота цветоноса была 15.9 ± 3.4, а после пересадки — 18.8 ± 1.9 см.

Очень изменчивой оказалась форма листьев (наличие или отсутствие зубчиков и их число, ширина листа у основания — рис. 2). На Южном Ямале у растений все розеточные листья были цельнокрайными, а листья на цветоносе — цельнокрайными или с 1—2 неясными зубцами. У розеточных листьев основание было сужено в черешок или узкоклиновидное, у листьев на цветоносе основание от узкоклиновидного до ширококлиновидного, реже — еще более широкое, округлое. После пересадки в Ботанический сад МГУ у взрослых генеративных растений уже на сле-

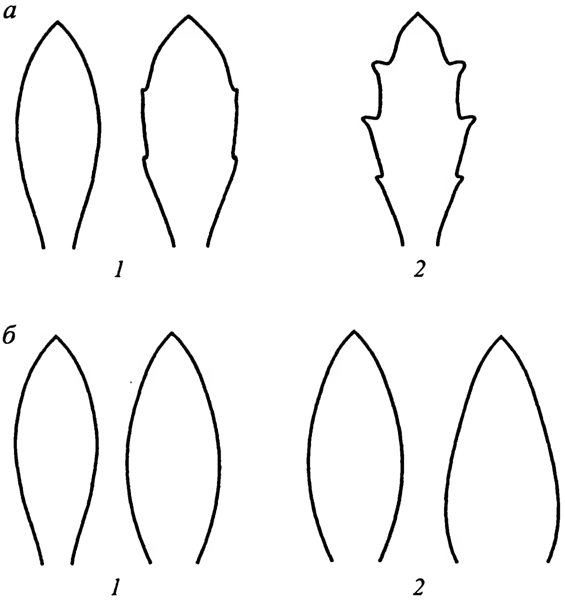


Рис. 2. Изменения формы листа *Draba hirta* в опыте по пересадке.
а — форма края листа, *б* — форма основания листа. *1* — до пересадки, *2* — после пересадки.

дующий год листья на цветоносах стали отчетливо зубчатыми, с 2—3 парами зубцов, а листья новообразованных розеток — от цельнокрайных до неясно зубчатых, с 1—2 парами зубцов. Основания листьев на цветоносах, особенно у нижних листьев, стали широко клиновидными или округлыми до полустеблеобъемлющих.

Разумеется, морфологические изменения растений, появляющиеся после пересадки, вызваны сменой внешних условий. Но поскольку ежегодное развитие побегов каждой конкретной особи — процесс достаточно сложный, ответ на изменение условий существования может происходить на очень разных уровнях организации. В нашем случае мы имеем дело с ответом на уровне морфогенетических процессов в организме растения.

Ниже мы подробнее рассмотрим изменения некоторых признаков *D. hirta.*

Изменчивость числа листьев и боковых побегов, а также формы листьев на цветоносе. Такие признаки, как число листьев на цветоносе и их форма, а также степень разветвленности цветоноса, использовались в разное время при описании и разграничении видов, например в первоописаниях *D. subamplexicaulis* C. A. Mey. и *D. dasycarpa* C. A. Mey. (Meyer, 1831), близких к *D. hirta.*

Изучение гербарного материала показало, что у *D. hirta* число листьев и боковых побегов на цветоносе — признак крайне изменчивый. Причину этой изменчивости удалось выявить при изучении морфогенеза побегов. По материалам гербария, весьма изменчива и форма листьев, в особенности на цветоносах. В опыте по пересадке растений выяснилось, что этот признак изменяется при смене условий произрастания.

При внутрипочечном формировании соцветия *D. hirta* обязательно происходит заложение зачатков листьев и боковых генеративных побегов, причем их число обычно значительно превышает число взрослых листьев и боковых побегов на цветоносах. У пересаженных растений в октябре в соцветии были заложены боковые побеги до 4-го порядка ветвления и их кроющие листья. При зацветании весной только у 2 побегов были слабые ветви 3-го порядка. Часть зачатков листьев и боковых ветвей всегда не развивается и остается мелкими, незаметными на взрослых цветоносах или недоразвитыми. Для реализации зачатков критическое значение имеет диаметр розетки. У изученных растений ветви 2-го порядка не развивались или оставались недоразвитыми (зачаток заметен глазом, но весной не растет и позже отмирает), если диаметр розетки был меньше 2.3—2.5 см.

Для листьев на цветоносе (на оси 1-го порядка) аналогичная связь с диаметром розетки оказывается менее жесткой. Даже у самых мелких цветущих растений на Ямале на цветоносе было от 1 до 3 листьев (чаще 1—2). Минимальный диаметр розетки, при котором появляется 4 листа на цветоносе, — 2 см, а при диаметре розетки 2.5 см уже большинство цветоносов имеют 4 листа. Безлистные цветоносы у *D. hirta* встречаются крайне редко.

Случаи, когда листья закладываются, но не развиваются, наблюдаются и у других видов крупок, например у *D. incana* L. и *D. lactea* Adams. У *D. sibirica* (Pall.) Thell. растения с безлистными цветоносами, примерно у половины зачатков соцветий присутствуют зачатки листьев, тогда как у цветущих растений листья на цветоносах — большая редкость (Григорьева, 2005).

Форма листьев на цветоносе также оказалась связана с диаметром розетки, но только отчасти. У растений с диаметром розетки меньше 1.5 см листья мелкие (около 0.5 см дл.), цельнокрайные, с клиновидным основанием. Неясные зубцы появляются у ямальских растений, когда диаметр розетки достигает 2 см. Но при дальнейшем увеличении диаметра розетки на Ямале зубцы не становятся более отчетливыми, такими как на листьях пересаженных растений.

У пересаженных растений еще осенью на зачатках листьев будущего года было видно, что их край отчетливо зубчатый. Скорее всего, изменение формы края листа связано с большей продолжительностью летне-осеннего периода, а расширение основания — с более долгой весной, — временем, когда происходит рост нижней части листа.

Опушение. Одним из важнейших признаков, по которым разграничивают виды *Draba*, является характер опушения различных частей растений. Как показали наши наблюдения, форма волосков (количество лучей) и густота опушения могут меняться в пределах листа, годового прироста и в разные сезоны на одном растении.

Образование волосков разных типов из волосковых клеток. Опушение *D. hirta* образовано звездчатыми волосками с небольшой ножкой и 2—4 лучами 1-го порядка, отходящими на одном уровне и располагающимися почти параллельно плоскости листа (рис. 3, *а*). G. Mulligan (1976) называет такие волоски «short-stalked» — «с короткой ножкой», а Л. И. Малышев (1994) — ветвистыми (вообще строгой терминологии для разветвленных волосков, по-видимому, не существует). Лучи 1-го порядка в свою очередь ветвятся, образуя лучи 2-го порядка. Лучей 3-го порядка волоски *D. hirta*, как правило, не образуют. Еще одна особенность этих волосков заключается в том, что 2 их первых луча (расположенные друг против друга) заметно крупнее остальных. За счет этого ветвистая часть волоска, образованная лучами 1-го и 2-го порядков, имеет слегка вытянутую форму. Количество лучей 2-го порядка и их размер могут быть очень разными, а в ряде случаев лучи 2-го порядка отсутствуют. Наряду со звездчатыми волосками в опушении листьев, а также стебля (в том числе цветоноса) могут присутствовать простые и вильчатые волоски, включая образующие лучи 2-го порядка (рис. 3, *б*).

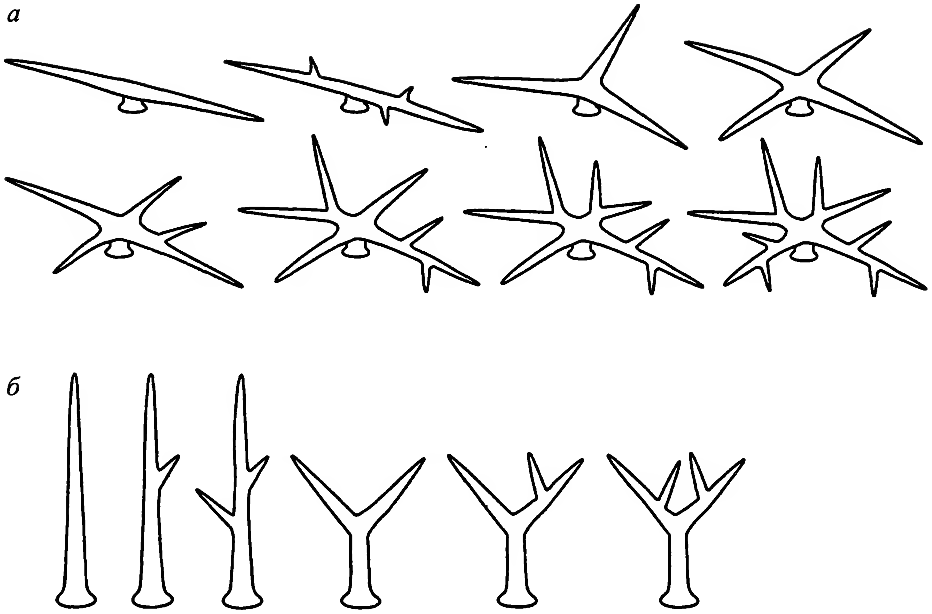


Рис. 3. Типы волосков *Draba hirta*.

а — звездчатые волоски с короткой ножкой и различным числом лучей, которые могут ветвиться моноподиально и дихотомически; *б* — простые и вильчатые волоски с лучами 2-го порядка.

На молодой листовой пластинке волоски находятся на разных этапах своего формирования, поэтому данные СЭМ позволяют построить непрерывные морфологические ряды, соответствующие последовательности этапов изменения формы волосковых клеток (рис. 4). Каждый волосок происходит из одной волосковой клетки, прекращающей митотическое деление и начинающей увеличиваться в размерах, точно так же, как у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (ср., например, Schwab et al., 2000).

У простых и вильчатых (с длинной ножкой) волосков морфогенез протекает практически одинаково (рис. 4, *а*), т. е. это волоски одного и того же морфологического типа. Они образуются в виде выростов наружной поверхности волосковых клеток, удлиняющихся почти без расширения или с незначительным расширением своей верхушечной части. Как правило, в опушении они присутствуют (или могут присутствовать) совместно. Как будет ветвиться волосок и будут ли у него вообще боковые лучи, видимо, зависит от случайных локальных различий толщины клеточной оболочки волосковых клеток, что и дает многообразие форм при переходе от простых волосков к вильчатым с вторичным ветвлением лучей. Таким образом, наличие или отсутствие в опушении простых и вильчатых волосков не может служить признаком для разграничения видов.

Звездчатые волоски, независимо от числа лучей и их вторичного ветвления, относятся к другому морфогенетическому типу (рис. 4, *б*). Уже на ранних этапах морфогенеза верхушечная часть выроста наружной поверхности волосковой клетки увеличивает диаметр своего поперечного (перпендикулярного оси будущего волоска) сечения, т. е. верхушка заметно расширяется по сравнению с остальной частью выроста. Небольшие, едва заметные вариации формы верхушки ведут к образованию волосков с различным числом первичных лучей (рис. 4, *б*). При образовании каждого отдельного луча наблюдается точно такая же изменчивость форм, как

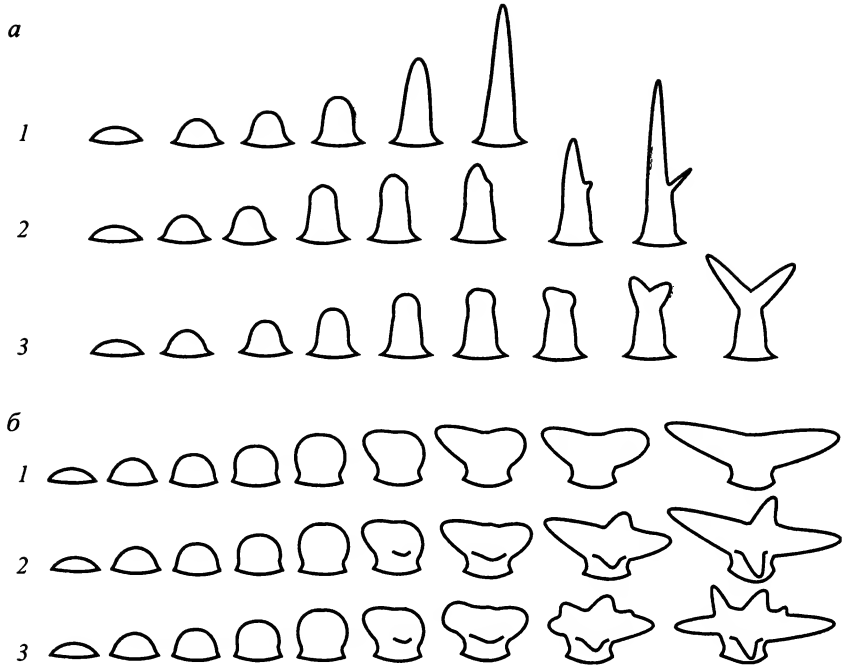


Рис. 4. Морфогенез волосков *Draba hirta*.

а — развитие простых и вильчатых волосков: *1* — простого волоска, *2* — простого волоска с боковым лучом, *3* — вильчатого волоска; *б* — развитие звездчатых волосков с различным числом лучей: *1* — волоска с короткой ножкой и 2 лучами, *2* — волоска с короткой ножкой и 4 лучами, *3* — волоска с короткой ножкой и 4 лучами, которые ветвятся моноподиально и дихотомически, образуя лучи 2-го порядка.

при образовании простых волосков. При ветвлении направление роста луча может как сохраняться (получается луч с моноподиальным ветвлением), так и изменяться (луч ветвится дихотомически). Комбинации этих способов ветвления создают существующее многообразие форм звездчатых волосков (рис. 3, *а*).

Распределение волосков на листовой пластинке. У растений рода *Draba* нижняя сторона листа обычно опушена гуще и более разветвленными волосками (изредка встречаются отдельные листья, особи и популяции разных видов с более густым и разветвленным опушением на верхней стороне). По-видимому, такое распределение волосков является особенностью рода и не связано с особенностями морфогенеза опушения. У *A. thaliana*, наоборот, листья гуще опушены на верхней стороне. Было даже сделано предположение, что более густое опушение верхней стороны листа может быть объяснено лучшим обеспечением кислородом растущих зачатков листьев именно с этой поверхности (Hulskamp, Schnittger, 1998). Эта гипотеза лучше всего опровергается существованием видов с иным распределением опушения на листьях, в частности рода *Draba*.

У растений рода *Draba*, в том числе у *D. hirta*, существуют характерные закономерности в распределении волосков на поверхности листа. Наиболее густо и наиболее разветвленными волосками опушены верхушки листьев с нижней стороны. Затем следуют средняя часть нижней поверхности листовой пластинки и верхушка верхней стороны листа. Остальная часть верхней поверхности листа опушена слабее, особенно ближе к основанию. Край листа является еще одной зоной, где волоски есть почти всегда. Форма и размер этих волосков нередко отличаются от формы и размера волосков, покрывающих поверхности листа, их часто называют ресничками. Если реснички разветвленные, то обычно они сильнее ветвятся в верхней части листа. Эти закономерности, как показывает изучение других видов, универсальны практически для всех представителей рода *Draba*.

Такое распределение волосков на листе соответствует последовательности появления и развития волосков в пределах формирующегося листового зачатка. Первые волоски появляются на верхушке зачатка листа вскоре после дифференциации его верхней и нижней сторон, сначала на кончике и по краю, затем — на нижней стороне. Эти волоски значительно опережают в развитии все остальные. Когда они уже полностью сформированы, другие волоски находятся на ранних стадиях морфогенеза и еще не образуют лучей. Затем, по мере увеличения размеров листового зачатка, зона образования волосков смещается ближе к его основанию как на нижней поверхности, так и по краю. Эти волоски на взрослом листе будут располагаться посередине листовой пластинки. Только после этого закладываются волоски на верхней поверхности и на молодых участках нижней. Позднее всех закладываются волоски у основания листа. Эти волоски нередко мельче и менее разветвленные; в ряде случаев волосковые клетки не развиваются до конца и остаются крупными округлыми клетками, не выступающими над поверхностью эпидермиса.

Степень опушения частей листа (в тех случаях, когда различия заметны) соответствует описанной выше последовательности появления волосков. Те части листа, на которых опушение появляется раньше, обычно более густо опушены. Существует и еще одна закономерность — опушение крупных листьев обычно более разреженное. Это объясняется тем, что формирование волосков происходит в период внутрипочечного развития листа, прежде чем лист существенно увеличит размеры во время внепочечного развития. Если лист вырастает крупным, сформированное количество волосков распределяется на бóльшую площадь, а расстояние между отдельными волосками увеличивается.

Изменчивость опушения листьев при смене условий произрастания. Опушение листьев растений из одной популяции способно изменяться от года к году. В природе такие изменения не всегда удается отследить, так как редко происходит наблюдение за одной и той же популяцией в течение ряда лет. Гораздо проще увидеть такие изменения при пересадке взрослых растений в другие условия.

Растения с Южного Ямала были перенесены в условия культуры в начале июля на стадии незрелых плодов. В результате у этих растений формирование новых побегов и соцветий следующего года в значительной мере происходило в иных климатических условиях. На следующий год были отмечены некоторые изменения в характере опушения листьев этих растений. Особенно сильно они проявились на листьях цветоносов. Исходно у растений из ямальской популяции верхняя поверхность этих листьев была опушена звездчатыми волосками с 4 лучами, без лучей 2-го порядка или с немногочисленными ответвлениями (рис. 3, *а*, верхний ряд) с примесью единичных вильчатых и простых волосков. Нижняя поверхность была опушена звездчатыми волосками с большим количеством лучей 2-го порядка (рис. 3, *а*, нижний ряд). На следующий год после пересадки верхняя поверхность листьев, расположенных на цветоносах, была опушена преимущественно простыми волосками, а нижняя — звездчатыми волосками с 4 лучами, с небольшим количеством лучей 2-го порядка. Характер опушения розеточных листьев на следующий год после пересадки не изменился, но само опушение стало более разреженным из-за увеличения размеров листьев.

Опушение частей соцветия. В опушении соцветий (гербарный материал) присутствуют все те же типы волосков, что и в опушении листа. При этом имеется гораздо больше вариантов их пространственного распределения из-за большего морфологического разнообразия частей структуры. По материалам гербария, оси соцветия *D. hirta* могут быть от голых до полностью опушенных простыми, вильчатыми и (или) звездчатыми волосками. Цветоножки также могут быть как голыми, так и опушенными смесью различных типов волосков. Опушение листьев на цветоносе либо такое же, как у розеточных листьев, либо более разреженное и с большей долей простых и вильчатых волосков.

Изменчивость пространственной структуры опушения имеет следующие закономерности. Если цветонос разветвленный, то ось 1-го порядка обычно опушена гуще и более разветвленными волосками. Опушение цветоноса становится реже и проще (волоски менее разветвленные) снизу вверх. Цветоножки всегда опушены слабее и проще самого цветоноса. Если цветонос густо опушен звездчатыми волосками, они обычно есть и на цветоножках; створки стручков у таких растений, как правило, также опушены. Листья в пределах соцветия (прицветники, прицветнички) опушены гуще стебля, по крайней мере гуще, чем стебель в месте прикрепления листа. Чашелистики нередко опушены гуще цветоножек.

Как и в случае опушения листа, густота и сложность опушения частей соцветия и цветков связаны в том числе с порядком их внутрипочечного заложения и формирования. Первыми в пределах соцветия появляются волоски на «листовых» органах — прицветниках, прицветничках и чашелистиках. Затем волоски появляются на осях соцветия: сначала в основании главной оси, потом в основании боковых осей и на более молодых участках главной. Позже всего волоски появляются на самых верхних частях осей соцветия и на цветоножках.

Весьма разнообразно опушение плодов. У *D. hirta* из разных популяций створки стручков могут быть голыми, опушенными единичными простыми волосками по краям, более или менее густоопушенными простыми волосками, более или менее густоопушенными смесью простых и двулучевых волосков с короткой ножкой (соотношение типов волосков также различно), более или менее густоопушенными двулучевыми волосками. Если вспомнить, что существует переход между двулучевыми волосками с короткой ножкой и звездчатыми с короткой ножкой, снова встает вопрос о разграничении *D. hirta* и *D. cinerea*, у которых опушение плодов является основным признаком, по которому их различают. К сожалению, автору не попались в природе популяции *D. hirta* с опушенными плодами, поэтому данные о морфогенезе опушения стручков и влиянии на него внешних условий отсутствуют.

После пересадки опушение осей цветоносов и плодов осталось таким же, как в природной популяции. Изменилось только опушение листьев (см. выше).

Изменчивость опушения листьев в пределах годичного прироста и ее причины. Необходимо отметить, что у всех арктических видов рода, включая *D. hirta*, в пределах одного годичного прироста опушение листьев закономерно изменяется. Если побег нецветущий, то эти изменения прослеживаются в пределах розетки, если цветущий — в пределах розетки и цветоноса. Нижние листья опушены слабее, а сами волоски имеют более простую форму (в случае *D. hirta* — меньшее число лучей 2-го порядка). Верхние листья розетки опушены гуще и более разветвленными волосками. На цветоносе опушение листьев нередко менее густое, а сами волоски менее разветвленные.

Причина такого распределения волосков, предположительно, кроется в сроках закладки и развития листьев розеток и соцветий. Если рассмотреть побег с заложившимся соцветием поздней осенью, непосредственно перед уходом растений под снег, будет видно, что зачатки всех листьев в пределах соцветия уже сформированы. Они заложились во вторую половину лета. Одновременно с формированием зачатка соцветия или с небольшим отставанием на побеге закладываются боковые почки, из которых в дальнейшем образуются новые боковые розеточные побеги (побеги замещения). Ко времени ухода растений под снег эти почки содержат от 2 до 5 зачатков листьев (это и будут нижние, менее опушенные листья розетки). Таким образом, мы видим, что образование листьев с более разреженным опушением и с менее разветвленными волосками как в пределах соцветия, так и на зачатках вегетативных побегов происходит в более теплое время года.

Как и у *D. sibirica* (Pall.) Thell. (Григорьева, 2005), у *D. hirta* образование новых структур продолжается и под снегом. В это время закладываются листья, которые разворачиваются весной и располагаются на побеге выше листьев позднелетнего заложения. Это и есть наиболее густоопушенные листья, на которых располагаются наиболее разветвленные волоски.

Наиболее вероятное предположение, почему так происходит, связано с особенностями образования самих волосков. Для *Arabidopsis* было показано, что волоски возникают из клеток, которые увеличивают плоидность без цитокинеза и деления ядра (Schwab et al., 2000). Возможно, что чем дольше зачаток листа пребывает в почке на стадии образования волосков, тем выше плоидность волосковых клеток, тем крупнее они и тем больше, а в случае *D. hirta* из них получаются и более разветвленные волоски. Кроме того, в этом случае возрастает количество волосковых клеток. Развитие листьев, формирующихся зимой, длится дольше, и плоидность клеток волосков может оказываться выше. Этим же можно объяснить и тот факт, что на одном листе, на одной и той же поверхности, встречаются волоски разных размеров и в разной степени разветвленные. Более мелкие и, как правило, менее разветвленные волоски образуются из клеток, которые дифференцировались как будущие волосковые позже остальных, и период их развития оказался меньше. Это подтверждается и тем, что менее разветвленных волосков больше в основании листа, т. е. в его более молодой части. Клетки, из которых развиваются эти волоски, также мельче.

Заключение

D. hirta — растение, изменчивое на всех уровнях структурной организации, от строения побега до характера опушения осевых и листовых структур. Некоторые морфологические различия, которым в разное время придавалось таксономическое значение, не выходят за пределы не только индивидуальной, но и внутрииндивидуальной изменчивости, т. е. морфологических различий между повторяющимися частями одного и того же растения. Различия, которые, на первый взгляд, кажутся существенными, например наличие или отсутствие боковых побегов или характер опушения листовых и осевых структур, оказываются не выходящими за пределы индивидуальной нормы реакции, что доказывается изменением фенотипа конкретного растения после его пересадки. Вместе с тем существуют признаки, такие как опушение плодов и осей цветоноса, которые стабильны в пределах одной популяции, но варьируют в пределах ареала вида.

Особого внимания заслуживает тот факт, что характер морфологической изменчивости *D. hirta* отражает некоторые общие закономерности организации морфогенеза ее структур. Среди таких закономерностей следует отметить недоразвитие части зачатков листовых и осевых структур соцветия, а также зависимость характера опушения частей растения от их положения относительно осей побега и листовой пластинки и от типа морфогенеза волосковых клеток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Григорьева О. В. Некоторые вопросы морфогенеза и сезонного роста побегов *Draba sibirica* (Pall.) Thell. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 2. С. 58—64.

Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 148 с.

Красноборов И. М. Род *Draba* L. — Крупка // Определитель растений Тувинской АССР / Под ред. Ломоносовой М. Н., Красноборова И. М., Пеньковской И. М. и др. Новосибирск, 1984. С. 94—96.

Малышев Л. И. Род *Draba* L. — Крупка // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 108—134.

Толмачев А. И. Род Крупка — *Draba* L. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 371—454.

Толмачев А. И. Род *Draba* L. — Крупка // Арктическая флора СССР. Л., 1975. Вып. 7. С. 106—155.

Hulskamp M., Schnittger A. Spatial regulation of trichome formation in *Arabidopsis thaliana* // Cell. Develop. Biol. 1998. Vol. 9. P. 213—220.

Meyer C. A., Draba Linn. // Ledebour Flora Altaica. Berolini, 1831. T. 3. P. 67—85.

Mulligan G. A. The genus *Draba* in Canada and Alaska: key and summary // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54. N 12. P. 1386—1393.

Mulligan G. A., Findlay J. N. Sexual reproduction and agamospermy in the genus *Draba* // Can. J. Bot. 1970. Vol. 48. N 2. P. 269—270.

Schwab B., Folkers U., Ilgenfritz H., Hulskamp M. Trichome morphogenesis in *Arabidopsis* // Phil. Trans. Royal Soc. London. Biol. Sci. 2000. Vol. 355. P. 879—883.

SUMMARY

Draba hirta L. is a short-living polycyclic self-pollinating plant. Its leaf size and shape, flowering stem length, number of lateral branches and flowering stem leaves were shown to be widely variable depending on environmental conditions. SEM study of trichome morphogenesis has revealed that the number of primary and secondary branches in stellate trichomes covering the leaves are variable features. Two developmental modes of trichome cells are distinguished, one leading to the formation of simple and forked trichomes, and the other to stellate trichomes with different numbers of primary and secondary branches, depending on intangible developmental variation in the trichome cells shaping.

УДК 582.594.2 : 581.16 (470.53) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© Н. Л. Шибанова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ ОРХИДЕЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

N. L. SHIBANOVA. SOME FEATURES OF REPRODUCTION BIOLOGY OF ORCHIDS IN THE MIDDLE URALS

Пермский государственный университет им. А. М. Горького
614990 Пермь, ул. Букирева, 15
E-mail: shibanova7@mail.ru
Поступила 24.02.2004
Окончательный вариант получен 25.10.2005

Изучены экология цветения и опыления, фертильность пыльцы, особенности эмбриологии 6 видов из сем. *Orchidaceae*, произрастающих на Урале. Установлено, что данные виды являются перекрестноопыляемыми, энтомофильными растениями. Успеху ксеногамии способствуют большая продолжительность цветения отдельной особи (от 4 до 16 дней), дневной ритм раскрывания цветков в соцветии (у *Gymnadenia conopsea* и двух видов из рода *Cephalanthera*), высокая фертильность пыльцы (более 76 %). Особенностью опыления растений родов *Cephalanthera* и *Cypripedium* является участие неспециализированных опылителей из отряда *Diptera* (сем. *Syrphidae*). Развитие мужского и женского гаметофита и двойное оплодотворение протекают без нарушений.

Ключевые слова: *Orchidaceae*, распространение, цветение, опыление, эмбриология, охрана.

Представители сем. *Orchidaceae* Juss. — удивительные по своей биологии растения. Семенное возобновление орхидей в природе затруднено, что связано с рядом причин, одной из которых является низкий процент завязывания плодов. Многие виды подлежат охране и представляют большой интерес с точки зрения их репродуктивной биологии, которая недостаточно полно изучена (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1982; Савина, Поддубная-Арнольди, 1990; Вахрамеева и др., 1991).

Морфология цветка неоднократно описывалась в литературе (Knutyh, 1899; Невский, 1935; Dafni, Irvi, 1981; Вахрамеева и др., 1991). Опыление многих видов орхидей детально изучено Ч. Дарвином (1862: цит. по 1950), в том числе механизм опыления 2 видов, которые мы рассматриваем в нашей работе, — венерина башмачка настоящего и кокушника рогатого. Однако данные по суточной ритмике цветения фрагментарны (Ставровская, 1984).

Сведения по формированию стенки пыльника, образованию микроспор и строению зрелых пыльцевых зерен у отдельных представителей сем. *Orchidaceae* приведены в литературе (Поддубная-Арнольди, 1982; Савина, Поддубная-Арнольди, 1990), но в целом данные вопросы остаются слабо изученными: существуют пробелы, касающиеся как отдельных видов, так и отдельных стадий формирования мужских генеративных структур. Отсутствуют сведения по оценке фертильности пыльцы.

В литературе имеются сведения о развитии семязачатка, процессе оплодотворения и формировании зародыша по всем изученным в данной работе видам орхидей, за исключением пыльцеголовника красного (Prozina, 1930 — цит. по Swamy, 1945; Савина, 1964, 1965, 1968, 1975; Law, Yeung, 1989; Шамров, Никитичева, 1992; Yeung, Law, 1992). Однако представляет интерес степень проявления популяционной изменчивости в развитии женских репродуктивных структур. В этой связи данные, полученные на Урале, где такие исследования практически не проводились, чрезвычайно важны.

В статье представлены результаты изучения суточной ритмики цветения, стадий раскрывания цветка, состава опылителей, типов опыления, фертильности пыльцы, развития пыльника, семязачатка и зародыша у 6 редких видов орхидей: *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch, *C. rubra* (L.) Rich., *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.

Материал и методика

Сбор материала проводился в 1992—1995 гг. на территории учебно-научной базы (УНБ) «Предуралье», которая находится у оснований предгорий западного склона Урала, на участке р. Сылвы между Кишертью и Кунгуром, в полосе широколиственно-хвойных лесов таежной зоны, в непосредственной близости с Кунгуркой лесостепью. В границах УНБ расположен заказник «Предуралье».

Данные по распространению видов в целом и их экологической приуроченности приведены по Л. А. Смольяниновой (1976), Красной книге РСФСР (1988), Красной книге Среднего Урала (1996). Расселение видов по Уралу описано по П. Л. Горчаковскому и Е. А. Шуровой (1982), распространение в пределах Пермской области — по С. А. Овеснову (1997). Сведения о численности и плотности ценопопуляций на территории УНБ «Предуралье» приводятся по данным автора.

Фенологические наблюдения проводились с учетом работы И. Д. Юркевича и др. (1980). В основу антэкологических наблюдений положена методика, предложенная А. Н. Пономаревым (1960). Плодоцветение определялось как количество цветков, образовавших плоды, выраженное в процентах.

Для изучения микроспорогенеза, развития мужского гаметофита бутоны фиксировали на ранних стадиях развития в фиксаторе Кларка. Стадии выделялись с учетом размера, окраски бутонов, взаимного расположения листочков околоцветника. Фертильность зрелых пыльцевых зерен исследовали на временных ацетокарминовых препаратах. Для изучения формирования женских репродуктивных структур завязи фиксировали в фиксаторах Кларка и Навашина через 1—52 дня после искусственного опыления, которое проводилось в двух вариантах: самоопыление и перекрестное опыление, а также при естественном свободном опылении. Дальнейшую обработку вели по общепринятой методике (Паушева, 1980). Срезы, полученные на ротационном микротоме, толщиной 12—15 мкм окрашивались гематоксилином по Гейденгайну. Препараты изучались под микроскопом Eduval и МБИ-6. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7. Проведена статистическая обработка материала (Зайцев, 1990). Латинские названия объектов исследования приведены по С. К. Черепанову (1995).

Результаты и их обсуждение

Cephalanthera longifolia — плиоценовый реликт, в основном европейский вид; наиболее типичные местообитания — широколиственные леса на равнине и в горах, чаще на известняковых почвах с хорошо развитым гумусовым слоем. На Урале — обособленный фрагмент ареала, большинство местонахождений сосредоточено на западном макросклоне южной части Среднего Урала. В Пермской обл. встречается очень редко, только в окрестностях с. Редикор Чердынского р-на и на участке островной Кунгурской лесостепи, в хвойно-широколиственных и березовых лесах. Общая численность ценопопуляций на территории УНБ «Предуралье» может быть довольно высокой — до нескольких сотен особей. Так, в мелколиственном лесу по скальным береговым обнажениям в районе первого зубца Бастиона численность составила 435 растений, при плотности — 1—6 особей на 1 м^2.

Cephalanthera rubra — европейско-средиземноморский реликтовый вид, распространен несколько шире предыдущего вида. Растет в сухих, чаще разреженных светлых лиственных и смешанных лесах, среди кустарников, по опушкам, в горах и на равнине, предпочитает известняковые почвы. На Урале отмечается в лесах на западном склоне Южного и Среднего Урала, в Южном Предуралье. На Среднем Урале и в Предуралье известно около 20 местонахождений. В Пермской обл. пыльцеголовник красный находится на северо-восточном пределе распространения, встречается в центральных и южных районах области в хвойных, смешанных и лиственных лесах на известняках; на юге области выходит на остепненные склоны. На территории УНБ «Предуралье» общая численность ценопопуляций обычно меньше, чем у предыдущего вида: в темнохвойном лесу численность составила 43 растения, а в смешанном лесу по скальным береговым обнажениям, в районе первого зубца Бастиона, число цветущих особей в разные годы насчитывалось от 21 до 79. Плотность составляет 1—3 растения на 1 м^2.

Сроки цветения пыльцеголовников четко разграничены во времени *C. longifolia* зацветает в середине июня. Цветение продолжается до 16 дней и завершается в конце июня. Начало цветения *C. rubra* приходится на конец июня—начало июля, продолжительность цветения составляет 18 дней, отцветает во второй декаде июля.

Цветок пыльцеголовников имеет типичное для орхидей строение: зигоморфный, обоеполый, все листочки вместе с губой колокольчато сложенные. Единственный верхушечный пыльник беловатый у *C. longifolia* и красноватый у *C. rubra*, содержит одиночные, изолированные друг от друга пыльцевые зерна. 3 рыльца срастаются в диск, клювик отсутствует. Можно выделить 3 стадии раскрывания цветка. Первая стадия — появление щели: цветок напоминает бутон, но листочки околоцветника отходят друг от друга, образуя небольшую щель. Вторая стадия — полураскрытый цветок: листочки наружного круга отгибаются, губа еще не отогнута книзу, в образовавшемся отверстии виден пыльник. Третья стадия — раскрытый цветок: листочки околоцветника отходят друг от друга на максимальное расстояние, эпихилий у губы отогнут книзу. В целом цветок раскрывается за 5—10 ч. К моменту его раскрывания пыльца уже полностью сформирована, рыльце готово к ее восприятию.

Продолжительность цветения неопыленного цветка у пыльцеголовников составляет от 4 до 10 дней, что согласуется с литературными данными по пыльцеголовнику длиннолистному (Dafni, Irvi, 1981). Опыленный цветок увядает в течение 2—3 дней.

Пыльцеголовники имеют колосовидные соцветия, которые содержат от 2 до 21 крупных цветков, до 2.5 см дл. Цветки в соцветии раскрываются за 4—9 дней. Пыльцеголовники — растения с дневным ритмом цветения, наибольшее количество раскрывшихся цветков наблюдается с 12 до 16 ч (рис. 1).

В качестве опылителей на территории УНБ «Предуралье» зарегистрированы представители отряда *Diptera* сем. *Serphidae* — журчалки. Посещения цветков журчалками наблюдаются крайне редко, поэтому опыляется незначительная часть цветков и процент плодоцветения оказывается низким: в разные годы у двух изученных видов он изменялся от 0 до 20 %. Низкий процент плодоносящих особей от общего количества растений ценопопуляции отмечают А. И. Шалак, Л. Е. Дворак (1989) для *C. rubra* (Беловежская пуща) — 0—10.8 %.

Согласно литературным данным, опылителями пыльцеголовников являются медоносные и дикие пчелы, осы и шмели (Summerhayes, 1951; Proctor, Yeo, 1975; Lang, 1980). Цветки *C. longifolia* привлекают опылителей сферическими оранжевыми папиллами на эпихилии, которые цветом, формой, размерами подобны пыльцевым зернам (Dafni, Irvi, 1981; Nilsson, 1983). *C. rubra* аналогичным образом привлекают опылителей (Иванов, 1991; Иванов, Назаров, 1990; Вахромеева и др., 1991; Godfery, 1933; Summerhayes, 1951; Nilsson, 1983). M. Godfery (1933) в качестве опылителей отмечает шмелей. По нашим наблюдениям, шмель в поисках нектара может посетить до 6 растений, растущих поблизости, не производя при этом опыления. Несоответствие размеров тела шмеля размерам цветка ставит под сомнение возможность опыления шмелями этих 2 видов пыльцеголовников.

Вопрос о возможности самоопыления у пыльцеголовников является спорным. Опыты по изоляции соцветий (45 растений, 330 цветков) показали, что самоопыление не происходит: рыльце теряет способность воспринимать пыльцу, цветки увядают. Это согласуется с данными, полученными V. Summerhayes (1951) для *C. longifolia*, в то время как D. Lang (1980) указывает на возможность у данного вида самоопыления, правда, как крайне редкую. M. Proctor, M. Yeo (1975) также отмеча-

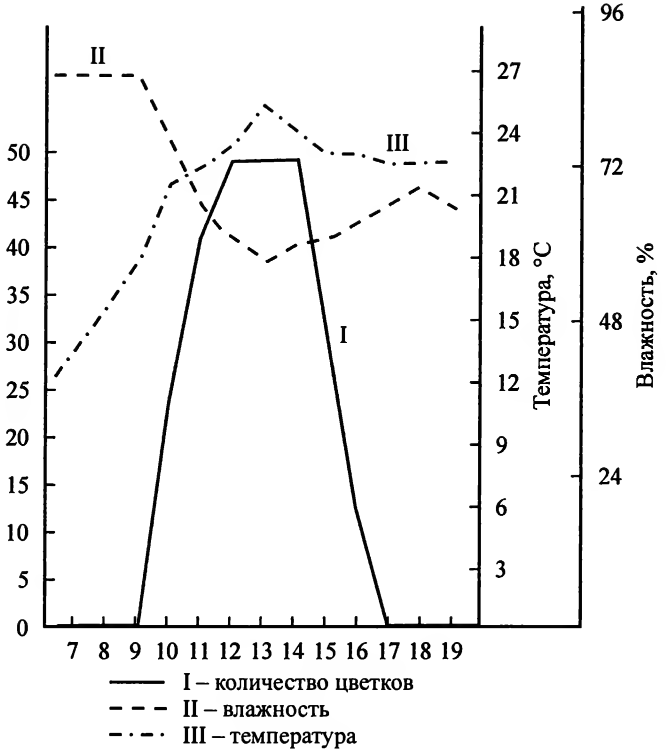


Рис. 1. Суточная ритмика цветения *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (8 июля 1993 г.). Количество цветков (I), влажность (II) и температура (III). По оси ординат — количество цветков, по оси абсцисс — время суток, ч.

ют возможность самоопыления для *C. damasonium* (Mill.) Druce; Godfery (1933) — для *C. rubra*.

В цветке пыльцеголовников единственный 4-гнездный пыльник находится на вершине гиностемия. На ранних этапах развития (стадия зеленых бутонов) стенка пыльника состоит из клеток эпидермы, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Эндотеций расположен в виде одного ряда клеток. Наши результаты совпадают с имеющимися данными по *C. rubra* о наличии утолщений в виде тесно расположенных колец (Freudenstein, 1991). В зрелом пыльнике эндотеций представлен крупными клетками с расположенной в центре вакуолью и смещенным к стенке клетки ядром. У пыльцеголовников тапетум клеточный, секреторный, морфологически однородный.

Центральная часть каждого микроспорангия занята микроспороцитами, которые окружены каллозной оболочкой и тесно прилегают друг к другу. Микроспороциты одновременно вступают в профазу I мейотического деления. Постепенно, начиная с поздних стадий профазы, наблюдается нарушение синхронности в делении. В результате мейоза образуются тетрады микроспор, которые очень быстро распадаются на отдельные клетки. У пыльцеголовников, как и у других орхидей, симультанный способ формирования тетрад микроспор (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1982; Нокс, 1990; Swamy, 1949).

Одновременно с микроспорогенезом происходит дифференциация слоев стенки пыльника. Раньше всех дегенерирует средний слой. Первые признаки его разрушения появляются на стадии микроспороцитов. Позднее подвергается деструкции тапетум, к этому времени микроспорогенез уже завершен, и идет процесс формирования двуклеточных пыльцевых зерен. Зрелая стенка пыльника состоит из 2—3 слоев: эпидермы и одно-двуслойного эндотеция. Зрелые пыльцевые зерна пыльцеголовников двуклеточные, одиночные, изолированы друг от друга, а не соединены в поллинии, как у большинства орхидей. Фертильность пыльцевых зерен высокая 76—98 %. Только в одном случае у *C. rubra* в пыльнике на стадии микроспороцитов наблюдались 2 полностью редуцированных микроспорангия, а в двух других были обнаружены стерильные пыльцевые зерна, составляющие 30—40 % от общего числа пыльцевых зерен.

Семязачатки анатропные, тенуинуцеллятные, двупокровные, начинают закладываться только к моменту опыления. Через 3—4 дня после опыления цветка закладываются интегументы. Сначала развивается внутренний интегумент, а спустя 1—2 дня — наружный. В результате периклинальных и антиклинальных клеточных делений за 12—15 дней внутренний интегумент окружает нуцеллус со всех сторон и образует микропиле.

Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Три последовательных деления митоза проходят в течение 10—20 дней, в результате которых образуется 7-клеточный, 8-ядерный зародышевый мешок. Оплодотворение порогамное, двойное, осуществляется через 28 сут после опыления. Согласно литературным данным (Магешвари, 1954; Лагутова, 1996; Withner, 1959), бывают случаи проникновения в зародышевый мешок добавочных пыльцевых трубок (представители рода *Cephalanthera* Rich.). Нами такие случаи не были зарегистрированы.

Эндосперм нуклеарного типа: образуется до 5 ядер, которые дегенерируют на стадии многоклеточного зародыша. Г. И. Савина (1975) отмечает для *C. longifolia* образование от 2 до 6 ядер эндосперма.

Зародыш развивается по Onagrad-типу, на ранних этапах развития он имеет одноклеточный подвесок. Зрелый многоклеточный зародыш формируется через 35—42 сут после опыления и состоит из 30—35 морфологически одинаковых клеток, не дифференцирован на органы. В литературе отмечены случаи образования дополнительных зародышей из синергид и формирования гаплоидных зародышей в результате факультативного партеногенеза у *C. grandiflora* S. F. Gray (= *C. damasonium*) (Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976; Савина, Поддубная-Арнольди, 1990). Для *C. rubra* и *C. longifolia* эти явления зарегистрированы не были.

Cypripedium calceolus — вид, широко распространенный по всей Евразии в пределах лесной зоны. Встречается в широко- и мелколиственных, хвойных (еловых и сосновых) лесах, выходит на опушки, лесные луга. Предпочитает хорошо увлажненные, богатые известью почвы. На Урале произрастает почти повсеместно, в горах и на равнинной части, от Северного до Южного Урала. На среднем Урале известно около 40 местонахождений. В Пермской обл. распространен очень широко, произрастает в хвойных и лиственных лесах, заболоченных ельниках, на опушках, остепненных лугах, известняковых скалах. В северных районах встречается во влажных лесах, по окраинам болот. Общая численность самой крупной из зарегистрированных на территории УНБ «Предуралье» ценопопуляции составила 326 растений при плотности 1—30 особей на 1 м^2.

Cypripedium guttatum — вид, произрастающий в зоне таежных лесов Восточной Европы и Азии, относится к группе плейстоценовых реликтов Сибирского и дезъюнктивного евразиатского ареала. Предпочитает светлые лиственные, смешанные, хвойные леса, лесные поляны. На Урале встречается от Северного до Южного Урала, на равнине и в горах (в горно-лесном и подгольцовом поясах). В Пермской обл. отмечается в негустых хвойных, смешанных и лиственных лесах, софрах, на опушках, переходных болотах, преимущественно в северных и центральных районах. На территории УНБ «Предуралье» численность ценопопуляций может колебаться от нескольких десятков особей до нескольких сотен при плотности 7—55 растений на 1 м^2.

Цветение *C. calceolus* на территории УНБ «Предуралье» наблюдается в июне, а *C. guttatum* — в июне—июле. Разница в сроках цветения этих двух видов составляет примерно 7 дней. Бóльшая часть особей венерина башмачка настоящего имеет только один цветок, реже встречаются растения с 2—4 цветками (Моисеева, 1970; Врищ, 1976; Денисова, Вахрамеева, 1978; Лаптев, 1988). В изученной нами ценопопуляции трехцветковых особей не было обнаружено, тогда как одноцветковые и двухцветковые растения составили соответственно 70.4 и 29.6 %.

Бутоны башмачков зеленовато-белые, листочки околоцветника тесно прижаты друг к другу. Раскрывание цветка начинается с отхождения самого верхнего листочка околоцветника от губы, позднее отгибаются боковые листочки и отходит вниз губа. В максимально раскрытом цветке верхний листочек составляет с губой 90°. С момента появления бутона из-под листа до полного раскрывания цветка проходит 5—8 дней. Продолжительность цветения отдельных особей составляет 9—17 дней, ценопопуляции в целом — 18 дней. По данным Л. А. Ставровской (1984), у *C. calceolus* раскрывание цветков начинается в 11 ч, к 17 ч достигая максимума. По нашим наблюдениям, раскрывание цветков у данного вида происходит круглосуточно, на ночь и во время дождя цветки полностью не закрываются.

На территории УНБ «Предуралье» опылителями венериных башмачков являются двукрылые, преимущественно журчалки. К посетителям цветков относятся трипсы, слепняки, гусеницы бабочек, мелкие пауки, представители отрядов полужесткокрылых (взрослые и личиночные стадии) и жесткокрылых (семейства жужелиц, блестянок, пыльцеедов и долгоносиков).

Согласно литературным данным, виды рода *Cypripedium* L. опыляются пчелами, в меньшей мере другими насекомыми (Knuth, 1899; Gumprecht, 1974; Dowden, 1975; Hecker et al., 1979; Лаптев, 1988; Vogt, 1990). Godfery (1933) в качестве возможных опылителей цветков *C. calceolus* отмечает журчалок и маленьких жучков из рода *Meligethes*. Е. Г. Воробьева, Л. А. Москвичева (1987) также отмечают журчалок и муравьев. В. Мазинг (1980) считает, что трипсы и мелкие жуки из семейств *Dasytidae*, *Nitidulidae* являются факультативными опылителями. Для *C. guttatum* установлено, что цветки опыляются пчелами и шмелями, посетителями являются жуки (Амельченко и др., 1986).

Вопрос о возможности самоопыления у *C. calceolus* является спорным. E. Daumann (1968), J. D. Lovis (1976) считают, что самоопыление исключается самонесовместимостью. L. Nilsson (1979) отмечает наличие эпизодического самоопыления. Проведенные нами исследования показали, что ни один из 20 оставленных под изолятором цветков не завязал плодов, то есть автогамия исключена.

Процент плодоцветения колеблется от 7 до 24 %. Невысокий показатель объясняется редким посещением цветков насекомыми-опылителями. Семенное воспроизведение у этих видов в условиях Предуралья играет незначительную роль: рост численности ценопопуляций происходит за счет увеличения доли взрослых вегетативных растений в клонах, которые представляют собой совокупность особей, произошедших от одного растения в результате вегетативного размножения. Низкая завязываемость плодов (1—5 %) отмечается также в литературе (Амельченко и др., 1986).

Пыльник венериных башмачков 4-гнездный. На ранних этапах развития (стадия зеленых бутонов) стенка пыльника содержит 4 слоя клеток: эпидерма, эндотеций, который еще не содержит фиброзных утолщений, средний слой и тапетум. Материнские клетки микроспор на этой стадии имеют вид крупных многогранных клеток, тесно сближенных между собой. По мере развития пыльника начинается редукционное деление микроспороцитов, которое происходит более или менее синхронно. Одновременно с микроспорогенезом идет развитие стенки пыльника. Раньше всех дегенерирует средний слой. Первые признаки его разрушения появляются еще на стадии микроспороцитов. Тапетум начинает дегенерировать, когда микроспорогенез завершен и идет процесс формирования 2-клеточных пыльцевых зерен. Зрелая стенка пыльника состоит из 3 слоев: эпидермы и двуслойного эндотеция с фиброзными утолщениями (рис. 2). Пыльцевые зерна двуклеточные, свободно лежат в гнезде пыльника. Фертильность пыльцы высокая, в частности у *C. calceolus* составляет 99.8 %.

Семязачатки анатропные, двупокровные, тенуинуцеллятные. Нуцеллус эфемерен и исчезает уже на стадии 4-ядерного зародышевого мешка.

На 14—18-е сут после опыления начинается процесс формирования зародышевого мешка, который осуществляется по Allium-типу. В зародышевом мешке формируется нормально развитый яйцевой аппарат, состоящий из яйцеклетки и двух синергид; в центральной клетке имеется одно полярное ядро. Антиподальный аппарат представлен у *C. calceolus* тремя клетками. Однако Савина (1964) отмечает для *C. calceolus* наличие халазальных ядер. У *C. guttatum* в халазальной части зародышевого мешка присутствуют 2 ядра (рис. 3).

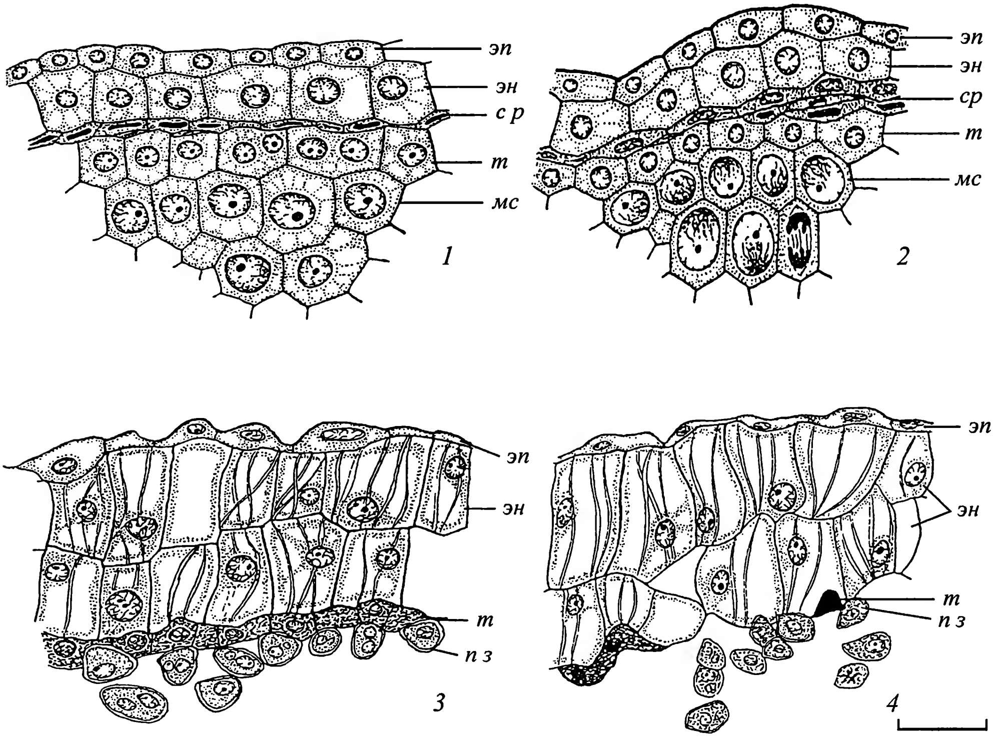


Рис. 2. Формирование стенки пыльника и пыльцевого зерна у *Cypripedium calceolus* L.

1 — начало дегенерации клеток среднего слоя стенки пыльника и микроспороциты; *2* — стенка пыльника и начало микроспорогенеза; *3* — начало лизиса тапетума, формирование двуклеточных пыльцевых зерен; *4* — стенка зрелого пыльника с остатками тапетума и зрелые пыльцевые зерна. *мс* — микроспороцит, *п з* — пыльцевое зерно, *ср* — средний слой, *т* — тапетум, *эн* — эндотеций, *эп* — эпидерма. Масштабная линейка — 0.05 мм.

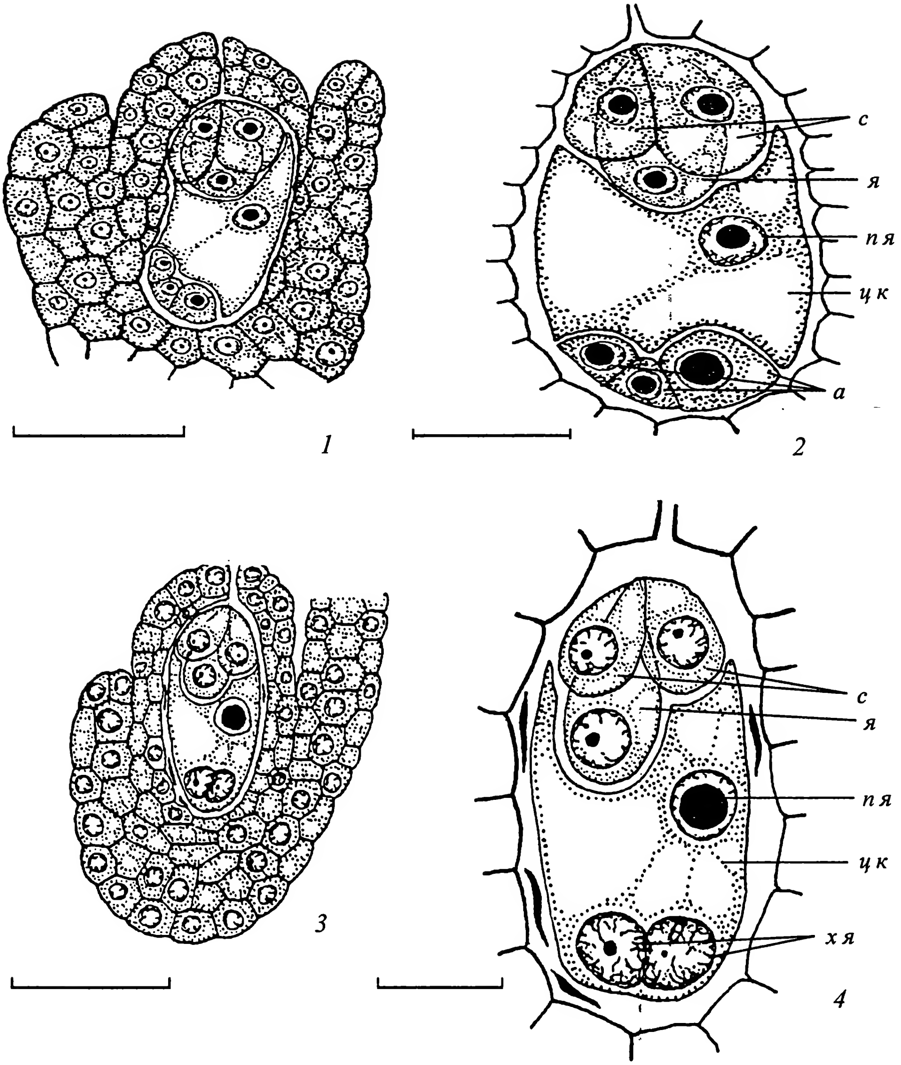


Рис. 3. Зрелый зародышевый мешок.

1, *2* — *Cypripedium calceolus* L.; *3*, *4* — *C. guttatum* Sw. *а* — антиподы, *п я* — полярное ядро, *с* — синергиды, *х я* — халазальные ядра, *ц к* — центральная клетка, *я* — яйцеклетка. Масштабные линейки, мм: *1*, *3* — 0.05; *2*, *4* — 0.02.

Вопрос о строении зародышевого мешка у видов из рода *Cypripedium* L. обсуждался неоднократно. L. Pace (1907) сообщает о 4-ядерном зародышевом мешке у *C. spectabile*, *C. parviflorum*, *C. pubescens*, *C. candidum*. Ch. Kimura (1968) для *C. debile* отмечает наличие 5-ядерного зародышевого мешка промежуточного типа между Allium- и Podostemon-типами. Большинство ученых (Поддубная-Арнольди, 1958, 1959, 1964; Савина, 1964, 1968; Carlson, 1945; Swamy, 1945), рассматривая разные виды башмачков, пришли к выводу, что зародышевый мешок развивается по Allium-типу и может быть 6-, 7- или 8-ядерным, при этом одно ядро из халазальной группы может функционировать как нижнее полярное ядро, что подтверждают и наши данные.

Двойное оплодотворение протекает без нарушений и наблюдается на 28-е сут после опыления. Эндосперм нуклеарного типа, образуется до 4 ядер, дегенерирующих на ранних стадиях развития зародыша. На 32-е сут после опыления формируется зародыш, состоящий из небольшого числа клеток. Зрелый зародыш образуется на 45—50-й день после опыления, состоит из 15—30 клеток, без подвеска. Одноклеточный подвесок имеется только на ранних стадиях развития зародыша.

Calypso bulbosa — вид, широко распространенный в таежной зоне всего северного полушария. Предпочитает хорошо увлаженные тенистые мшистые хвойные леса, часто встречается среди поваленных деревьев, иногда на заболоченных участках и известняковых почвах. Изредка встречается в горной части Северного и в северной части Среднего Урала, единичные местонахождения отмечены в южной части Среднего Урала. В Пермской обл. отмечается в северной и центральной частях, в мшистых темнохвойных лесах. На территории УНБ «Предуралье» изученная ценопопуляция расположена в темнохвойном лесу по склону южной экспозиции, спускающемуся к правому берегу р. Сылвы, довольно крупная, только цветущих особей отмечено 120.

Калипсо луковичная зацветает первой среди орхидей, встречающихся в Предуралье. В зависимости от метеорологических условий года цветение может наблюдаться с конца апреля до первых чисел июня. Одиночные цветки калипсо раскрываются круглосуточно в течение 4—5 ч. Продолжительность жизни отдельного цветка при отсутствии опыления составляет 11—15 дней.

В качестве опылителей нами зарегистрированы представители рода *Bombus* L.: *B. agrorum* F., *B. terrestris* L., *B. lucorum* L., *B. silvarum* L. В литературе в качестве опылителей отмечают также шмелей (Фегри, ван дер Пэйл, 1982; Knuth, 1899; Gumprecht, 1977; Askerman, 1981; Boyden, 1982).

Перенос поллиниев происходит на переднегруди шмеля с дорзальной стороны, когда тот в поисках нектара, просовывая голову в цветок, касается липкой ножки поллиния. Визит шмеля продолжается 3—6 с. Выбираясь из цветка, шмель вытаскивает поллинии из кармашка. В другом цветке торчащие поллинии касаются липкого рыльца под гиностемием. Ножка поллиния подсыхает к этому времени и легко отделяется от тела шмеля. На 2—3-й день после опыления листочки околоцветника, прежде упруго торчавшие в стороны, складываются и прижимаются к верхней губе, но остаются свежими и сохраняют тургор. Окраска цветка из лилово-розовой становится охристо-розовой. На 5—6-й день после опыления начинается увядание цветка, завязь темнеет из-за появления антоциана и увеличивается в размерах.

Посещения цветков шмелями довольно редки, поэтому опыляется незначительная часть цветков и процент плодоцветения не превышает 24 %. В среднем за годы наблюдений опылялось 7.25 % цветков, а поллинии были унесены у 28.75 %. Это означает, что шмель, не найдя в цветке ни нектара, ни пыльцы при первом посещении, как правило, уже не стремится посещать уединенно произрастающие особи этого вида. Выявлены следующие посетители цветков: трипсы, представители родов *Linyphila* (juv.) и *Philodromus* (juv.).

Опыты, касающиеся самоопыления, дали двоякий результат: отрицательный — при естественном самоопылении, положительный — при искусственном. Последнее, возможно, свидетельствует об отсутствии системы самонесовместимости и позволяет предположить, что для вида существует вероятность наличия страхующего механизма опыления (самоопыление), но в природе последнее исключено особенностями расположения органов в цветке. Это согласуется с полученными ранее данными (Верещагина, 1966).

Пыльник 4-гнездный. Первоначально стенка пыльника 4-слойная и включает эпидерму, эндотеций, средний слой и тапетум; остатки секреторного одноядерного тапетума различимы до стадии 2-клеточного пыльцевого зерна. Зрелая стенка пыльника состоит из 3—4 слоев — эпидермы и двух-трехслойного эндотеция с фиброзными утолщениями. Пыльцевые зерна собраны в тетрады, окруженные толстым слоем каллозы, последние объединяются в поллинии. Фертильность пыльцы высокая — в среднем 95 %.

Семязачаток анатропный, двупокровный, микропиле образовано только внутренним интегументом. Развитие зародышевого мешка идет по Polygonum-типу. Однако, на стадии 4-ядерного зародышевого мешка делятся микропиллярные ядра и только одно из халазальных ядер. Зрелый зародышевый мешок 7-ядерный, но может быть и 6-ядерным при объединении единственного полярного ядра с ядром из халазальной группы задолго до процесса оплодотворения. Антиподальные элементы представлены ядрами, а не клетками, которые имеют тенденцию к объединению с полярным ядром в полярно-антиподальную группу.

Между опылением и оплодотворением проходит около 40 дней. Наблюдается небольшое запаздывание в объединении ядра второго спермия и ядра центральной клетки по сравнению с процессом слияния первого спермия и ядра яйцеклетки. В процессе оплодотворения 2 халазальных ядра дегенерируют. В отличие от наших результатов в литературе (Law, Yeung, 1989) описывают перемещение халазальных ядер к полярному ядру и ядру спермия, но без их слияния. Возможно, у калипсо объединение второго спермия с ядром центральной клетки носит нерегулярный характер. В любом случае первичное ядро эндосперма не делится и развития эндосперма не наблюдается. Зародыш образуется через 50 дней после опыления. Зрелый зародыш многоклеточный, имеет хорошо выраженный однорядный подвесок.

Gymnadenia conopsea — вид, часто встречающийся по всей Евразии. Растет в светлых лиственных и сосновых лесах, на опушках, на суходольных и низинных лугах, в зарослях кустарников. Предпочитает щелочные и нейтральные почвы, богатые известью. Встречается от Южного до Приполярного Урала, на Среднем Урале известно до 40 местонахождений. В Пермской обл. распространен повсеместно, на лесных полянах, опушках, влажных лугах, на гипсовых обнажениях. На территории УНБ «Предуралье» крупная ценопопуляция отмечена на лесной поляне в районе камня Ермак, в 1994 г. только цветущих растений было обнаружено около 1000.

Начало цветения приходится на 2—3-ю декаду июня. Продолжительность цветения отдельного цветка составляет 4—5 дней, соцветия — до 20 дней, ценопопуляции — около месяца. Обычно встречаются особи с цветками ярко-розовой и лиловатой окраски, значительно реже — с белыми и бледно-розовыми цветками. Наличие белоцветковых форм отмечается и в литературе (Шмейдт, Яагомяэ, 1986).

Бутоны на ранней стадии развития неокрашенные, беловато-зеленые, по мере окрашивания они увеличиваются в размерах. Сначала отгибаются два боковых листочка наружного круга околоцветника, затем начинает отходить книзу губа. Вскоре приподнимаются и отгибаются остальные листочки околоцветника. На полное раскрывание цветка уходит 1—2 дня. Первыми раскрываются цветки, расположенные у основания соцветия, в то время как в его верхней части бутоны только начинают окрашиваться. Число цветков в соцветии колеблется от 10 до 60. Наибольшее число раскрытых цветков приходится на утренние и дневные часы, с 11 до 15 ч (рис. 4).

В опылении наряду с бабочками возможно участвуют усачи, которых часто наблюдали на соцветиях. В числе посетителей нами были отмечены жуки из семейст-

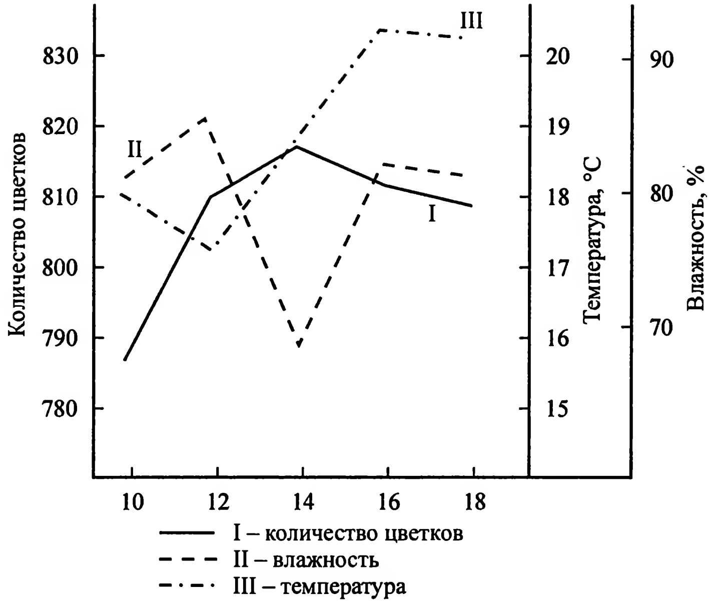


Рис. 4. Суточная ритмика цветения *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (27 июня 1994 г.). Обозначения те же, что на рис. 1.

ва усачей, пауки, мелкие представители из отряда двукрылых. По литературным данным, опылителями данного вида являются бабочки, мухи, пчелы и жуки. Самоопыление наблюдается крайне редко (Фегри, ван дер Пэйл, 1982; Гладкова, 1982; Вахрамеева и др., 1993; Knuth, 1899).

Для оценки эффективности перекрестного опыления и возможности самоопыления были рассмотрены следующие варианты опыления:

— свободное, без какого-либо вмешательства;

— искусственное перекрестное;

— спонтанное самоопыление при изоляции соцветий;

— искусственное самоопыление цветков.

Опыты показали, что наиболее успешно осуществляется свободное опыление (из 1254 цветков образовали плоды 90 %) и искусственное самоопыление (133 цветка образовали 120 плодов, что составило 90 %). Эффективность искусственного перекрестного опыления была также довольно высокая (из 146 цветков плоды завязали 73 %). Естественное самоопыление было эффективным в 56 % случаев (проведено на 424 цветках). Эти данные свидетельствуют о том, что у кокушника отсутствует генетически обусловленная самонесовместимость и тип опыления не имеет особого значения. Опыты по выявлению возможности спонтанного самоопыления нельзя считать достоверными, так как часть изоляторов оказалась поврежденной и довольно высокий процент завязывания плодов, по-видимому, связан с погрешностью опыта. Однако и возможность самоопыления у данного вида нельзя полностью отрицать.

Единственный 4-гнездный пыльник расположен на вершине гиностемия. Зрелая стенка пыльника состоит из двух слоев: эпидермы и эндотеция без фиброзных утолщений. Формирование мужского гаметофита протекает в бутоне. К моменту раскрывания цветка пыльца уже полностью сформирована, а рыльце готово к ее восприятию. Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные, объединены в тетрады, образующие поллиний. В каждом поллинии насчитывается до нескольких десятков тетрад. Процент фертильной пыльцы очень высокий: 99.76 %.

Семязачаток анатропный, тенуинуцеллятный, двупокровный; наружный и внутренний интегументы состоят из двух слоев клеток. Зрелый зародышевый мешок формируется на 18-е сут после опыления, он 4-клеточный и состоит из яйцеклетки, двух синергид и центральной клетки в которой можно наблюдать 2 полярных ядра. Антиподы не образуются, в халазальной части зародышевого мешка формируются 2—3 ядра.

Двойное оплодотворение протекает нормально. Первичное ядро эндосперма формируется, но в дальнейшем не делится и быстро дегенерирует. На 26—30-е сут после опыления образуется многоклеточный глобулярный зародыш, состоящий из 30—45 клеток. На ранних этапах развития зародыш имеет однорядный многоклеточный подвесок, дегенерирующий на стадии многоклеточного зародыша.

Выводы

1. Изученные виды орхидей являются перекрестноопыляемыми растениями, имеющими следующие приспособления к энтомофилии: строение, окраска и запах цветка; дневной ритм раскрывания цветков в соцветии, во время наибольшей активности насекомых-опылителей; бóльшая продолжительность цветения отдельной особи, которая у разных видов колеблется от 4 до 16 дней.

2. Эффективность опыления у лесных видов невысокая. На территории УНБ «Предуралье» опыление венериных башмачков и пыльцеголовников осуществляется неспециализированными опылителями, главным образом двукрылыми — журчалками. Эпизодически встречающиеся посетители орхидей (жуки, пауки, трипсы) не обеспечивают перекрестного опыления этих видов. На опыление у калипсо луковичной негативное влияние оказывает спорадичность произрастания цветущих особей и недостаток шмелей под пологом леса. Вследствие этого процент завязывания плодов оказывается низким и обычно не превышает 25 %. Энтомофилия у лугового вида кокушника рогатого осуществляется успешнее, и процент плодоцветения составляет более 90 %.

3. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита протекают в бутоне без нарушений. Зрелая пыльца 2-клеточная, собранная в поллинии (кокушник рогатый, калипсо луковичная) или представленная отдельными пыльцевыми зернами (пыльцеголовники, башмачки). Фертильность пыльцы высокая, у разных видов колеблется от 75 до 100 %, что является условием успешного опыления.

4. Семязачатки анатропные, тенуинуцеллятные, двупокровные, микропиле образовано внутренним интегументом.

5. Развитие зародышевого мешка протекает по Polygonum- (пыльцеголовники, калипсо, кокушник) или Allium-типу (башмачки). Зрелый зародышевый мешок 4- или 7-клеточный, 6—8-ядерный, с антиподами у пыльцеголовников башмачка настоящего или с халазальными ядрами у башмачка крапчатого, калипсо луковичной, кокушника рогатого.

6. Двойное оплодотворение протекает нормально, образуются зигота и первичное ядро эндосперма, которое у калипсо и кокушника дегенерирует. Эндосперм у пыльцеголовников и башмачков состоит из 4—5 ядер. Зародыш глобулярный недифференцированный на органы, с одноклеточным (башмачки и пыльцеголовники) или многоклеточным однородным подвеском (калипсо и кокушник).

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность профессору кафедры ботаники и генетики растений Пермского госуниверситета, доктору биологических наук В. А. Верещагиной за помощь, оказанную в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Амельченко В. П., Игнатенко Н. А., Агафонова Г. И. Башмачок пятнистый — *Cypripedium guttatum* Sw. // Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1986. С. 27—33.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей страны. М., 1991. 223 с.

Вахрамеева М. Г., Виноградова И. О., Татаренко И. В., Цепляева О. В. Кокушник комарниковый // Биол. флора Моск. обл. 1993. Ч. 1. № 9. С. 51—64.

Верещагина В. А. Антэкология некоторых верных растений темнохвойного леса // Уч. зап. ПГУ. Биология. 1966. № 130. С. 19—39.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы по биологии венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137—145.

Врищ Д. Л. Красивоцветущие травянистые растения // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток, 1976. С. 118—123.

Гладкова В. Н. Порядок орхидные (*Orchidales*) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 248—275.

Горчаковский П. Л., Шурова Е. А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М., 1982. 208 с.

Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми. Перекрестное опыление и самоопыление. М.; Л., 1950. Т. 6. 693 с.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род башмачок (венерин башмачок) — *Cypripedium* L. // Биол. флора Моск. обл. 1978. Вып. 4. С. 62—71.

Зайцев Г. Н. Математика в экспериментальной ботанике. М., 1990. 294 с.

Иванов С. П. Экология опыления 6 видов охраняемых энтомофильных растений Черноморского побережья Крыма // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистемы Черноморского побережья. Краснодар, 1991. Ч. 1. С. 50—52.

Иванов С. П., Назаров В. В. Участие рода *Chelostoma* Latr. (*Hymenoptera*, *Megachilidae*) в опылении мимикрирующих видов *Cephalanthera rubra* (L .) Rich. и *Campanula taurica* Juz. в Крыму // Энтомологическое обозрение. 1990. Т. 69. № 3. С. 534—537.

Красная книга РСФСР (растения) / Гл. ред. В. Д. Голованов. М., 1988. 590 с.

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под ред. Большакова В. Н., Горчаковского П. Л. Екатеринбург, 1996. 279 с.

Лагутова О. И. Исследование процесса оплодотворения, эндоспермогенеза и эмбриогенеза у *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch (*Orchidaceae*) // Проблемы репродуктивной биологии растений. Пермь, 1996. С. 126—127.

Лаптев Ю. Орхидея северных лесов // Лес и человек—89. М., 1988. С. 118—119.

Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., 1954. 440 с.

Мазинг В. Кого ловит венерин башмачок (*Cypripedium calceolus*) // Охрана и культивирование орхидей. Таллин, 1980. С. 56.

Моисеева А. Б. О произрастании *Cypripedium calceolus* L. в Березинском заповеднике // Ботаника (исследования). Минск, 1970. С. 212—214.

Невский С. А. Семейство Ятрышниковые — *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР. 1935. Т. 4. С. 589—754.

Нокс Р. Б. Пыльцевое зерно // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М., 1990. Т. 1. С. 224—316.

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Исследование процесса оплодотворения у некоторых покрытосеменных растений на живом материале // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 2. С. 178—193.

Поддубная-Арнольди В. А. Исследование эмбриональных процессов у некоторых орхидей на живом материале // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1959. Т. VI. С. 49—90.

Поддубная-Арнольди В. А. Исследование процессов оплодотворения и эмбриогенеза некоторых покрытосеменных растений на живом материале // Проблема современной эмбриологии. М., 1964. С. 25—32.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976. 508 с.

Поддубная-Арнольди В. А. Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М., 1982. 351 с.

Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9—19.

Савина Г. И. Оплодотворение у *Cypripedium calceolus* L. // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 9. С. 1317—1322.

Савина Г. И. Оплодотворение у орхидей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 29 с.

Савина Г. И. Процесс оплодотворения у некоторых видов орхидных // Матер. Всес. симп. по эмбриол. раст. Киев, 1968. С. 197—201.

Савина Г. И. К эмбриологии орхидных, исследование *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch // Тез. докл. XII Межд. бот. конгр. 1975. С. 263.

Савина Г. И., Поддубная-Арнольди В. А. Семейство *Orchidaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae—Lemnaceae*. Л., 1990. С. 172—179.

Смольянинова Л. А. Семейство *Orchidaceae* Juss. — Ятрышниковые // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 10—59.

Ставровская Л. А. Эколого-биологические особенности венерина башмачка в условиях Березинского заповедника // Заповедники Белоруссии. Минск, 1984. № 8. С. 32—40.

Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 380 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Шалак А. И., Дворак Л. Е. Редкие виды орхидных в Беловежской пуще // Заповедники Белоруссии. Минск, 1989. Т. 13. С. 48—56.

Шамров И. И., Никитичева З. И. Морфогенез семяпочки и семени у *Gymnadenia conopsea* (*Orchidaceae*): структурное и гистохимическое исследование // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 4. С. 45—60.

Шмейдт О. М., Ягомяэ Ы. А. Некоторые интересные формы орхидных в Эстонии // Охрана и культивирование орхидей. М., 1986. С. 18—19.

Юркевич И. Д., Голод Д. С., Ярошевич Э. П. Фенологические исследования древесных и травянистых растений. Минск, 1980. 87 с.

Askerman J. D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (*Orchidaceae*): a food-deception system // Madroño. 1981. Vol. 28. N 3. P. 101—110.

Boyden T. C. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (*Orhidaceae*): intial deception of bumblebee visitors // Oecologia. 1982. Vol. 55. N 2. P. 178—184.

Carlson M. C. Megasporogenesis and development of the embryo sac of *Cypripedium parviflorum* // Bot. Gaz. 1945. N 107. P. 107—114.

Daumann E. Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* L. // Österr. bot. Zeitschr. 1968. Bd 115. N 4. S. 434—446.

Dafni A., Irvi Y. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (*Orchidaceae*) — pollen imitation and facultative floral mimicry // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 137. N 4. P. 529—542.

Dowden A. O. To pollinate an orchid // Audubon. 1975. Vol. 77. N 5. P. 40—47.

Freudenstein J. V. A systematic study of endothecial thickenings in the *Orchidaceae* // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. N 6. P. 766—781.

Godfery M. J. Monograph and iconograph of native british orchids. Cambridge, 1933. 259 p.

Gumprecht R. Zur Bestäubungsökologie bei den Orchideen. II. Die Bestäubung von *Cypripedium acaule* Ait. // Orchidee. 1974. Bd 25. N 4. S. 181—183.

Gumprecht R. Seltsame Bestäubungsvorgänge bei Orchideen // Orchidee. 1977. Bd 28. N 3. 23 S.

Hecker J., Fashing N. J., Hall G. W. The pollination ecology of four North American orchids // Va J. Sci. 1979. Vol. 30. N 2. P. 55.

Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1899. Bd 2. Teil. 1. 705 S.

Kimura Ch. On the embryo sac of *Cypripedium debile* Reichb. f. // Sci. Repts Tôhoku Univ. 1968. Ser. 4. Vol. 34. N 1. P. 67—74.

Lang D. Orchids of Britain: A field guide. Oxford, 1980. 213 p.

Law S. K., Yeung E. C. Embryology of *Calypso bulbosa*: I. Ovule development // Amer. J. Botany. 1989. Vol. 76. N 11. P. 1668—1674.

Lovis J. D. Lady's slipper orchids (*Cypripedium calceolus* L.): a plea for help in its conservation // Naturalist. 1976. N 937. P. 55—57.

Nilsson A. L. Anthecological studies on the lady's slipper, *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) // Bot. Notis. 1979. Vol. 132. N 3. P. 329—347.

Nilsson A. L. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* // Nature. 1983. Vol. 305. N 5937. P. 799—800.

Pace L. Fertilization in *Cypripedium* // Bot. Gaz. 1907. N 44. P. 353—374.

Proctor M., Yeo P. The pollination of flowers. London, 1975. 418 p.

Summerhayes V. S. Wild orchids of Britain. London, 1951. 366 p.

Swamy B. G. L. Embryo sac and fertilization in *Cypripedium spectabile* // Bot. Gaz. 1945. N 107. P. 291—295.

Swamy B. G. L. Embryological studies in the *Orchidaceae*. I. Gametophytes. II. Embryogeny // Amer. Midl. Naturalist. 1949. Vol. 41. N 1. P. 184—201, 202—232.

Vogt C. A. Pollination in *Cypripedium reginae* (*Orchidaceae*) // Lindleyana. 1990. Vol. 5. N 3. P. 145—150.

Withner C. L. The orchids. A scientific study. New York, 1959. 648 p.

Yeung E. C., Law S. K. Embryology of *Calypso bulbosa*. II. Embryo development // Can. J. Bot. 1992. Vol. 70. N 3. P. 461—468.

SUMMARY

The flowering and pollination ecology, pollen fertility and embryology features of 6 orchid species from the Middle Urals were studied. The species are cross-pollinated, entomophilous plants. The success of xenogamy is promoted by long flowering period of individuals (varies from 4 to 16 days), daily rhythm of opening flowers in the inflorescence (in *Gymnadenia conopsea* and two *Cephalanthera* species), high pollen fertility — more than 76 %. *Cephalanthera* and *Cypripedium* are pollinated by non-specialized pollinators from the family *Syrphidae* (*Diptera*). Male and female gametophyte development and double fertilization occur without any anomalies.

УДК 581.821 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© Т. И. Кравцова

КЛЕТКИ С ВНУТРЕННИМИ ВЫРОСТАМИ ОБОЛОЧКИ В ПЕРИКАРПИИ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *URTICACEAE*

T. I. KRAVTSOVA. CELLS WITH WALL INGROWTHS IN THE PERICARP AND SEED COAT OF THE REPRESENTATIVES OF THE *URTICACEAE*

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12

Поступила 30.12.2004
Окончательный вариант получен 28.02.2006

У представителей сем. *Urticaceae* в перикарпии и семенной кожуре обнаружены клетки с внутренними выростами оболочки. Рассмотрены их строение и локализация, а также возможное функциональное значение. Определены частота встречаемости и таксономическая приуроченность рассмотренных признаков.

Ключевые слова: перикарпий, семенная кожура, оболочка, *Urticaceae*.

Исследования анатомического строения плодов у представителей большинства (44) родов сем. *Urticaceae* (Ramstad, 1946—1947, 1954; Кравцова, 1993, 1997, 2001а, б, 2002; Кравцова, Гельтман, 1994; Яковлева, Кравцова, 1999) показали, что в перикарпии крапивовых часто встречаются клетки с внутренними выростами оболочки. Такие клетки были найдены также в семенной кожуре, в частности в эндотегмене (Кравцова, 2003), несмотря на то, что она гистологически упрощена и сильно сжата, как это нередко бывает в невскрывающихся плодах, к которым относятся плоды представителей этого семейства. Некоторые из обнаруженных клеток с внутренними выростами оболочки можно, очевидно, отнести к гидроцитам. Напомним, что гидроцитами В. Г. Александровым и Н. В. Первухиной (1946) были названы клетки различных органов растений, как высших, так и низших, с оболочкой, имеющей разнообразные утолщения, способные поглощать и удерживать влагу. Подобные клетки, служащие резервуаром для воды, назывались также запасающими трахеидами («storage tracheids» — Pirwitz, 1931). Эти термины не всегда признаются в современной литературе. Так, E. Werker (1997) предпочитает называть такие водопроводящие клетки трахеидальными («tracheidal cells»), а Ю. В. Гамалей (2004) — трахеальными или псевдотрахеальными элементами.

Ранее гидроциты были обнаружены в перикарпии представителей ряда других семейств цветковых растений с невскрывающимися односеменными плодами, таких как зонтичные (Александров, Первухина, 1946; Первухина, 1947; Александров, 1954), сложноцветные (Александров, Савченко, 1949; Меликян, Мурадян, 1975), крестоцветные, например у *Raphanus* (Kaniewski, 1967). Они обычно образуют тканевую систему, связанную с проводящими пучками перикарпия. По свидетельству Werker (1997), «tracheidal cells» также часто встречаются в семенной кожуре различных групп покрытосеменных. В плодах крапивовых (в роде *Urtica*) гидроциты были впервые найдены E. Ramstad (1946—1947, 1954). В перикарпии *Urtica* этот автор отметил их в экзокарпии, рассеянные среди слизевых клеток (он назвал их интеркалярными), и в мезокарпии (в наружном слое).

В семенной кожуре развивающихся семян гидроцитам приписывают функции переноса воды (Werker, 1997). Ramstad (1946—1947, 1954) пришел к выводу, что у крапив будущие гидроциты экзокарпия и наружного слоя мезокарпия образуют в развивающемся плоде транспортную тканевую систему, обеспечивающую перенос пластических веществ из мезокарпия в слизесодержащий экзокарпий. Исследования развития перикарпия *Urtica dioica* с помощью ТЭМ (Яковлева, Кравцова, 1999) показали, что будущие гидроциты в дифференцирующейся ткани долгое время остаются живыми, паренхимными, не имеющими внешних признаков специализации.

В зрелых сухих плодах и семенах эти высоко гигроскопические клетки способствуют, кроме того, поступлению воды в семя и ее накоплению в покровах семени. В экспериментальных исследованиях (Александров, Первухина, 1946; Первухина, 1947) показано, что плоды некоторых зонтичных (например, видов рода *Prangos*) с большим количеством гидроцитов в перикарпии способны впитывать воду, находящуюся в парообразном состоянии. В зрелых плодах *Urtica* 2 наружных слоя перикарпия, по-видимому, представляют собой систему, обеспечивающую относительное постоянство влажности внутри плода; между клетками этой системы (гидроцитами и слизевыми) существует разделение функций впитывания, проведения и накопления воды (Яковлева, Кравцова, 1999).

Кроме гидроцитов в перикарпии и семенной кожуре некоторых видов крапивовых нами обнаружены клетки с более мелкими, разнообразными по форме внутренними выростами оболочки (Кравцова, 2000, 2001а, б, 2002, 2003; Kravtsova et al., 2003). Они сходны с передаточными клетками (transfer cells, по терминологии B. Gunning и J. Pate, 1969, 1974), характерными особенностями которых являются «протуберанцы» оболочки разнообразной формы и полярность в их расположении. Последняя выражается в том, что протуберанцы расположены не по всему периметру клетки, а лишь с одной ее стороны. Протуберанцы значительно увеличивают внутреннюю поверхность передаточной клетки, что облегчает транспорт воды и растворов между тканевыми компонентами. В развивающихся семенах передаточные клетки наблюдали там, где необходим усиленный транспорт (Diane et al., 2002): в области плаценты, эндосперме (*Zea mays*), формирующейся семенной кожуре и семядолях (*Vicia faba*, *Pisum sativum*). По данным Werker (1997), клетки, подобные передаточным, часто встречаются в семенной кожуре, однако, насколько можно судить по доступным нам литературным данным, не отмечены в околоплоднике. Полученные мной материалы (Кравцова, 2001а, б, 2002, 2003, и др.) представляют интерес в связи с тем, что в настоящее время остается неясным функциональное значение «передаточных» клеток в покровах зрелых семян. Некоторые авторы (Diane et al., 2002; Gottschling, Hilger, 2003) относят клетки с внутренними выростами оболочки (найденные, например, в зрелой семенной кожуре представителей семейств порядка *Boraginales*) к передаточным, так как морфологически они соответствуют определению, данному Gunning и Pate (1969). Образуя в зрелых семенах видов порядка *Boraginales* непрерывный тяж от плаценты (через фуникулус) к семенной кожуре, они могут действовать в невскрывающихся плодах как губка, обеспечивая быстрое проникновение воды и быстрое прорастание при достаточном ее количестве. Werker (1997) не использует, однако, этот термин при описании структур зрелой семенной кожуры. Она пишет, что роль внутренних протуберанцев клеточной оболочки остается неизвестной, и до сих пор неясно, действительно ли все клетки подобного строения служат как транспортные для переноса на короткое расстояние питательных веществ из наружных слоев семенной кожуры к зародышевому мешку, или же служат для укрепления клеток, или они выполняют обе функции на разных стадиях развития. Несмотря на известные сейчас данные о механизмах мембранного транспорта растворов в передаточных клетках вообще, имеется мало количественных экспериментальных свидетельств, которые позволили бы оценить их физиологическое значение (Offler et al., 2002).

В связи с отмеченными дискуссионными вопросами целью настоящей работы было рассмотреть особенности строения, локализацию, таксономическую приуроченность обнаруженных в перикарпии и семенной кожуре видов сем. *Urticaceae* гидроцитов и клеток, сходных с передаточными, и обсудить их возможное функциональное значение.

Паренхимные клетки с неравномерно утолщенной оболочкой (гидроциты) были найдены в перикарпии многих видов из трех крупных триб (см. таблицу): *Urticeae* — у видов родов *Dendrocnide* (*D. vitiensis*, *D. harweyi*), *Hesperocnide*, *Nanocnide*, *Urera*, *Urtica*, *Laportea* (секция *Fleurya*), *Lecantheae* — у видов рода *Pilea* (*P. boniana*) и *Boehmerieae* — у видов родов *Boehmeria* (*B. platyphylla*), *Cypholophus*, *Touchardia*. Они встречаются часто в двух частях перикарпия — в экзокарпии и наружном слое (иногда двух слоях) мезокарпия и являются нередко танинсодержащими. При этом гидроциты формируют более или менее крупные бугорки перикарпия, так как располагаются один под другим и отличаются от соседних тонкостенных клеток большей радиальной вытянутостью и более толстыми оболочками. У *Boehmeria platyphylla* гидроциты экзокарпия и мезокарпия образуют стенки ячей околоплодника, в которых находятся слизевые клетки экзокарпия (Кравцова, 2001а). У других видов (Кравцова, 2002) гидроциты встречаются только в экзокарпии или в наружном слое мезокарпия. Гидроциты более характерны для представителей триб *Urticeae* и *Lecantheae*, у которых они распространены по всему перикарпию, и реже встречаются у представителей трибы *Boehmerieae*, у которых локализованы почти исключительно в ребрах и крыльях плода, лишь у *B. platyphylla* также и на латеральных сторонах плода. Гидроциты экзо- и мезокарпия у последнего и у представителей родов *Dendrocnide*, *Urera*, *Urtica*, а также гидроциты мезокарпия у некоторых видов *Pilea* и *Achudemia japonica* контактируют между собой и с проводящими пучками перикарпия, образуя непрерывный слой и единую тканевую систему. У представителей других родов (см. таблицу) гидроциты расположены изолированно, в основном в выступах перикарпия, а между ними расположены клетки с другими морфологическими характеристиками, паренхимные или с внутренними выростами оболочки (см. ниже).

Структурные особенности гидроцитов, а именно форма вторичных утолщений клеточной оболочки, наличие или отсутствие содержимого, нередко являются таксономически важными признаками, характеризующими виды, например, в роде *Urtica* (Кравцова, Гельтман, 1994) или более крупные таксоны (трибы). Для гидроцитов экзокарпия характерны утолщения на радиальных стенках в виде вдающихся в полость клетки вертикальных тяжей или лент, целлюлозных или содержащих пектины, иногда импрегнированных танинами, что особенно часто мы наблюдали у видов трибы *Urticeae* (Кравцова, 1993; Кравцова, Гельтман, 1994; Яковлева, Кравцова, 1999). У представителей этой трибы имеется четкая дифференциация клеток экзокарпия на слизевые и гидроциты. В трибе *Lecantheae* такая дифференциация отсутствует, гидроциты содержат слизь, на оболочках смежных слизевых клеток также развиваются вторичные утолщения, благодаря чему характер утолщений радиальных клеточных стенок гидроцитов несколько иной — на поперечном срезе вертикальные тяжи утолщений двойные (Кравцова, 2002). Кроме того, у некоторых видов рода *Pilea* имеется и иной характер утолщений радиальных клеточных стенок гидроцитов, например кольцевые утолщения.

Для гидроцитов мезокарпия характерны разнообразные утолщения оболочки — кольцевые по верхнему или нижнему краю радиальных стенок, лестничные, сетчатые, пористые, что нередко является диагностическим признаком вида или рода.

Полученные нами результаты по сем. *Urticaceae*, как и результаты исследования строения плодов у представителей сем. *Asteraceae* (Александров, Савченко, 1949; Меликян, Мурадян, 1975), показывают, что наличие гидроцитов в перикарпии является свидетельством его специализации. Присутствие гидроцитов в экзокарпии свойственно наиболее продвинутым типам (и подтипам) околоплодника в молодых (по Friis, 1989) трибах *Lecantheae* и *Urticeae*. Их отсутствие в экзокарпии отмечено в более древней трибе *Boehmerieae*, как и у сближаемых с *Urticaceae* цекропиевых (Кравцова, 1995), что можно, по-видимому, рассматривать как одно из свидетельств архаичности этих таксонов. У крапивовых гидроциты особенно характерны для продвинутой структуры перикарпия типа Urtica (Кравцова, 1997, 2001б), в котором он 4-слойный, со слизесодержащим экзокарпием, 2-слойным мезокарпием (наружный слой паренхимный, внутренний — кристаллоносный) и склеренхимным эндокарпием. По признакам наличия или отсутствия гидроцитов в перикарпии, их строения и места локализации в типе Urtica нами выделено 3 подтипа (с рядом вариантов):

безгидроцитный перикарпий — в двух наружных слоях перикарпия имеются таниновые клетки, а не гидроциты. Характерен для *Laportea canadensis*, *L. bulbifera*, *Archiboehmeria*, *Astrothalamus*, *Sarcochlamys*, *Procris*, некоторых видов родов *Boehmeria*, *Debregeasia*, *Pilea* и *Elatostema*;

экзогидроцитный перикарпий — гидроциты (с пористыми, неравномерно утолщенными радиальными стенками) находятся в экзокарпии или экзокарпии и наружном слое мезокарпия. Можно различить два варианта подтипа. Вариант **Urtica:** гидроциты экзокарпия — клетки с утолщениями на радиальных стенках в виде вдающихся в полость клетки вертикальных тяжей, не содержат слизь (роды трибы *Urticeae* — *Urtica*, *Hesperocnide*, *Nanocnide*, *Obetia*, секция *Fleurya* рода *Laportea*, некоторые виды рода *Urera*); вариант **Pilea:** гидроциты экзокарпия иные,

Встречаемость клеток с внутренними выростами оболочки в перикарпии и семенной кожуре представителей сем. *Urticaceae*

Род	Гидроциты				Клетки с признаками гидроцитов и передаточных клеток			Клетки типа передаточных		
	в экзокарпии	в наружном слое мезокарпия			в экзокарпии	в наружном слое мезокарпия	в семенной кожуре	в наружном слое мезокарпия	в не содержащем кристаллов внутреннем слое мезокарпия	во внутреннем кристаллоносном слое(ях) мезокарпия
		в бугорках перикарпия	по всему мезокарпию	только в ребрах						
Urticeae										
Dendrocnide	(+)		(+)							
Girardinia	+							(+)		отс
Hesperocnide	+							+	отс	
Laportea (sect. *Laportea*)		+								
Laportea (sect. *Fleurya*)	+	+						+	отс	
Nanocnide	+					+			отс	
Obetia	+	+						+	отс	
Urera	(+)		(+)						отс	
Urtica	+		+						отс	
Urtica, subgen. *Dendrourtica*	+	+						+	отс	
Lecantheae										
Achudemia						+			отс	
Elatostema		(+)							отс	
Lecanthus								+	отс	+
Pellionia		(+)							отс	
Pilea	(+)	(+)			(+)	(+)	(+)	(+)	отс	
Boehmerieae										
Archiboehmeria							+		отс	
Astrothalamus							±		отс	+
Boehmeria	(+)		(+)				+/±		отс	(+)
Cypholophus				(+)					отс	
Gibbsia				+					+	отс
Leucosyke				+			±		+	отс
Maoutia				+			±		+	отс
Myriocarpa									отс	+
Neodistemon							+		+	отс
Oreocnide							±		отс	+
Phenax							+		отс	
Pipturus							+		+	отс
Pouzolzia							+/±		+	отс
Touchardia	+	+						+	отс	
Forsskaoleae										
Didymodoxa							±		отс	+
Parietarieae										
Hemistylus							+		+	отс
Rousselia							+		+	отс

Примечание. + — наличие признака, ± — слабая выраженность признака, (+) — признак встречается не у всех видов рода; отс — такой слой в перикарпии отсутствует.

с утолщениями на радиальных стенках смежных клеток, часто в виде двойных вертикальных тяжей, могут содержать слизь (некоторые виды рода *Pilea*, *Lecantheae*);

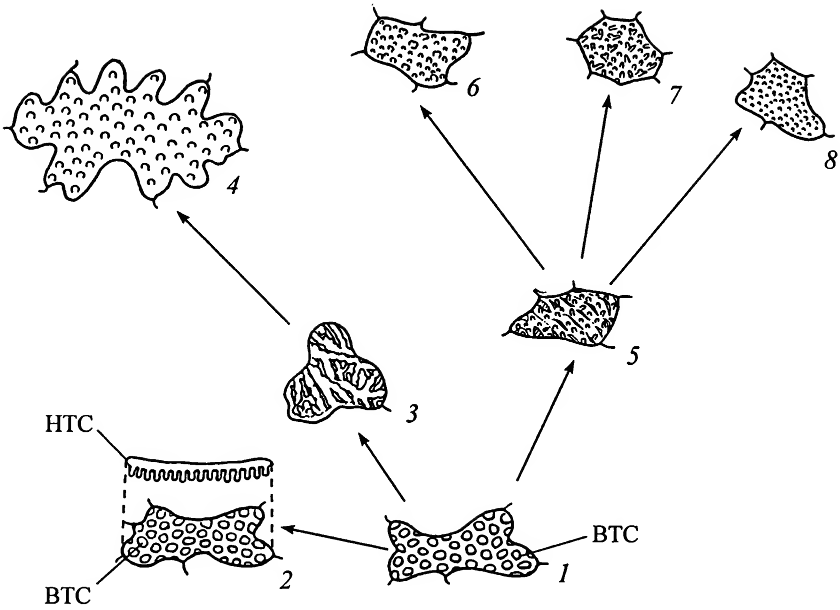
мезогидроцитный перикарпий — с клетками типа гидроцитов в мезокарпии или в экзо- и мезокарпии, при этом большее развитие они получают в мезокарпии; гидроциты экзокарпия (если имеются) с утолщениями на радиальных стенках часто в виде двойных вертикальных тяжей; встречается в трибах *Lecantheae* (*Achudemia*, *Pilea*, *Pellionia*, *Elatostema*) и *Boehmerieae* (*Boehmeria*). Варианты: **Achudemia** — гидроциты расположены по всему периметру плода — характерен для некоторых видов родов *Achudemia*, *Pilea*, *Pellionia*, *Elatostema*; **Boehmeria** — гидроциты расположены в ребрах или крыльях плода (некоторые виды рода *Boehmeria*).

Клетки, сходные с передаточными, в околоплоднике крапивовых встречаются в основном в мезокарпии (в его наружном или внутреннем слое), редко (у некоторых видов рода *Pilea*) в экзокарпии. Эти клетки различны по строению: одни сходны с паренхимными клетками, другие — со склеренхимными, при этом содержимое может присутствовать или отсутствовать; имеется, однако, общая особенность этих клеток — внутренние выросты оболочки. Можно выделить 4 типа клеток в перикарпии представителей семейства:

1-й тип — паренхимные клетки без содержимого, с неравномерно утолщенной оболочкой и зернистой или бахромчатой поверхностью утолщенных участков (обычно на внутренней тангенциальной стенке, иногда и на радиальных клеточных стенках). Встречаются в плодах представителей триб *Urticeae* и *Lecantheae*, а также рода *Touchardia* неясного таксономического положения. Расположены в основном в наружном слое мезокарпия: у *Girardinia septentrionalis* (табл. I, *1*), многих видов секции *Fleurya* рода *Laportea* (табл. I, *2*, *3*), *Nanocnide* (табл. I, *4*), *Pilea stipulosum* (табл. I, *5*), *Touchardia latifolia* (табл. I, *6*), *Urtica morifolia*; редко в экзокарпии: у некоторых видов рода *Pilea* на поверхности внутренней тангенциальной клеточной стенки и на утолщенных участках радиальных стенок (табл. I, *7*). В воде эти выросты набухают и укрупняются, что свидетельствует о наличии в них пектинов. Развитие клеток, сходных с передаточными в наружном слое мезокарпия, а именно там, где у других видов (например, видов рода *Urtica*) локализованы гидроциты, наводит на мысль, что они имеют те же функции, что и гидроциты.

2-й тип — клетки с толстой твердой пещеристой (типа губчатой) оболочкой, без содержимого; образуют наружный слой мезокарпия у *Lecanthus peduncularis* (табл. I, *8*); сходное строение клеток и всего слоя найдено также у видов рода *Dorstenia* из сем. *Moraceae* (табл. I, *9*, *10*).

3-й тип — клетки с разнообразными внутренними выступами оболочки на внутренней тангенциальной стенке (иногда также на радиальных стенках и на наружной тангенциальной клеточной стенке) — в виде объемной 3-мерной сети (например, у *Leucosyke*, табл. II, *1*), папилл (на наружной тангенциальной клеточной стенке у *Pouzolzia rubricaulis*), тяжей (у многих видов рода *Pouzolzia*, табл. II, *3*), иногда не прилегающих к оболочке, петлевидных (у видов рода *Maoutia*, табл. II, *2*), коралловидных выступов, сравнительно крупных бугорков и более мелких зерен (например, у *P. zeylanica*, табл. II, *4*). Они накапливают аморфный кремнезем и образуют внутренний слой мезокарпия у представителей многих родов трибы *Boehmerieae* — *Gibbsia*, *Leucosyke*, *Maoutia*, *Neodistemon*, *Pipturus* и *Pouzolzia*. Род *Pouzolzia* (Кравцова, Яковлева, 1998; Kravtsova et al., 2003) отличается наибольшим разнообразием выраженности этого признака (см. рисунок, *1*—*8*). Можно выделить следующие типы и варианты скульптуры внутренней поверхности внутренней тангенциальной стенки клеток минерализованного слоя мезокарпия: 1) сетчатая — ямчато-сетчатая (см. рисунок, *1*, *2*), лабиринтово-сетчатая (см. рисунок, *3*), 2) бугорчатая (см. рису-



Возможные направления трансформации клеток внутреннего слоя мезокарпия с внутренними выростами оболочки у представителей рода *Pouzolzia* (показана внутренняя тангенциальная стенка клеток в плане, у *P. rubricaulis* также наружная стенка в сечении).

1 — *P. occidentalis* var. *occidentalis*, *2* — *P. rubricaulis*, *3* — *P. obliqua*, *4* — *P. sanguinea*, *5* — *P. pringlei*, *6* — *P. poeppigiana*, *7* — *P. occidentalis* var. *palmeri*, *8* — *P. zeylanica*. ВТС — внутренняя тангенциальная стенка, НТС — наружная тангенциальная стенка.

нок, *4*) и 3) зернистая — крупно-зернистая, переходящая в бугорчатую (см. рисунок, *6*), коралловидно-зернистая (см. рисунок, *7*), мелкозернистая (см. рисунок, *8*). Названные типы скульптуры поверхности могут сочетаться как в соседних клетках минерализованного слоя, так и в пределах одной клетки, как например в перикарпии *P. purpusii* (табл. II, *5*) и *P. pringlei* (см. рисунок, *5*), где можно видеть одновременно тяжи утолщений оболочки и зернистость на их поверхности.

4-й тип. Внутренние выросты оболочки характерны также для верхней части некоторых кристаллоносных клеток. В основном они расположены на септе, отделяющей призматический кристалл или друзу оксалата кальция от верхней части клетки, нередко имеющей аморфное минеральное (кремниевое) содержимое, и имеют вид более или менее крупных бугорков, например у *Astrothalamus reticulatus* (Кравцова, 2001а), *Dendrocnide moroides* (Кравцова, 2001б), *Myriocarpa longipes* (табл. II, *6*), *Oreocnide frutescens* (табл. II, *7*), иногда также ямок, например у *Oreocnide integrifolia* (табл. II, *8*). У видов рода *Didymodoxa* все стенки верхней части кристаллоносных клеток имеют объемные мелкие сетевидные утолщения (табл. II, *9*), а у *Lecanthus peduncularis* в них все пространство вокруг кристаллов заполнено тонкими дендритоподобными образованиями (табл. II, *10*).

Во всех рассмотренных примерах химический состав и природа внутренних выростов оболочки (возможно, не во всех случаях относящихся к оболочке клеток) не были изучены, также не были прослежены время их появления при формировании плода, что предстоит сделать в будущем с использованием ТЭМ.

Нужно отметить, что нередко в клетках перикарпия и семенной кожуры крапивовых встречаются структурные элементы как гидроцитов, так и передаточных клеток (см. таблицу); по вышеприведенной классификации, они принадлежат к 1-му типу клеток, сходных с передаточными. К таким клеткам относятся, например, клетки экзокарпия некоторых пилей (*Pilea symmeria*) и клетки наружного слоя мезокарпия у видов рода *Nanocnide.* У многих видов крапивовых из триб *Boehmerieae*, *Parietarieae* и *Forsskaoleae*, а также некоторых пилей к ним можно отнести клетки внутреннего слоя семенной кожуры (эндотегмена), сходные с клетками неоднократно исследованного (например, Corner, 1976; Poljakov et al., 1992; Быкова, Яковлева, 2002) «бахромчатого слоя» семенной кожуры мальвовых и стеркулиевых. Кроме танинoносного содержимого и утолщений на радиальных стенках в виде тяжей, для клеток эндотегмена характерна мелкозернистая внутренняя поверхность их внутренней тангенциальной стенки (Кравцова, 2003). Это хорошо заметно у видов рода *Phenax* и некоторых крупносемянных видов рода *Pilea*, у которых эндотегмен наиболее развит.

Как видно из таблицы, эндотегмен из клеток, сходных с гидроцитами и передаточными клетками, присутствует большей частью в тех родах и видах, для которых не свойственно развитие таких клеток в наружном слое мезокарпия. Это говорит о том, что в односеменных невскрывающихся плодах крапивовых транспортная функция может, по-видимому, выполняться у разных видов различными по происхождению и локализации (семенная кожура или перикарпий) структурными элементами.

Клетки, сходные с передаточными, как и гидроциты, характерны для специализированного перикарпия продвинутых типов. Выяснено, однако, что не все виды одного рода могут иметь в перикарпии такие клетки: так, у *Girardinia septentrionalis*, произрастающей в умеренной зоне на Дальнем Востоке, клетки наружного слоя мезокарпия с бахромчатыми утолщениями оболочки, а у другого изученного вида, *G. diversifolia*, обитателя гор тропической Азии, таких утолщений нет. В пределах одного рода, например рода *Pouzolzia* (см. рисунок) клетки перикарпия с внутренними выростами оболочки могут различаться по форме и величине выростов и, таким образом, могут служить источником таксономической и филогенетической информации. В типовой секции рода *Pouzolzia* (см. рисунок, *1—8*) клетки внутреннего (минерализованного) слоя мезокарпия, имеющие внутренние выросты оболочки, лопастные (с разной степенью извилистости стенок) или полигональные, в основном не ориентированы вдоль плода, редко узкие, вытянутые вдоль плода. Как описано выше, скульптура внутренней поверхности их внутренних стенок разнообразна. Анализируя полученные результаты, можно предположить, что эти клетки, сходные с передаточными, заполненные аморфным кремниевым содержимым, в зрелом перикарпии выполняют механическую функцию, однако в определенный период формирования перикарпия они были, по-видимому, настоящими передаточными и выполняли функцию транспорта и аккумулирования минеральных веществ. В филогенезе рода *Pouzolzia*, очевидно, происходило постепенное формирование таких клеток (см. рисунок): структура клеток внутреннего слоя мезокарпия менялась от клеток с обычной сетчатой скульптурой внутренней поверхности внутренней стенки (соответствующих по характеру утолщений оболочки скорее гидроцитам, чем передаточным клеткам) к клеткам с бугорчатой (см. рисунок, *1*→*4*) и зернистой (или коралловидно-зернистой) скульптурой этой поверхности (см. рисунок, *1*→*6—8*) через промежуточные формы клеток со смешанной скульптурой стенки (см. рисунок, *3*, *5*). У *P. rubricaulis* сохранился исходный тип скульптуры внутренней клеточной стенки, однако на наружной стенке этих клеток появились выросты в виде густо расположенных папилл (см. рисунок, *1*→2). Перечисленные изменения значительно увеличили внутреннюю поверхность клеточной оболочки, что может быть связано с совершенствованием в клетке функции акку-

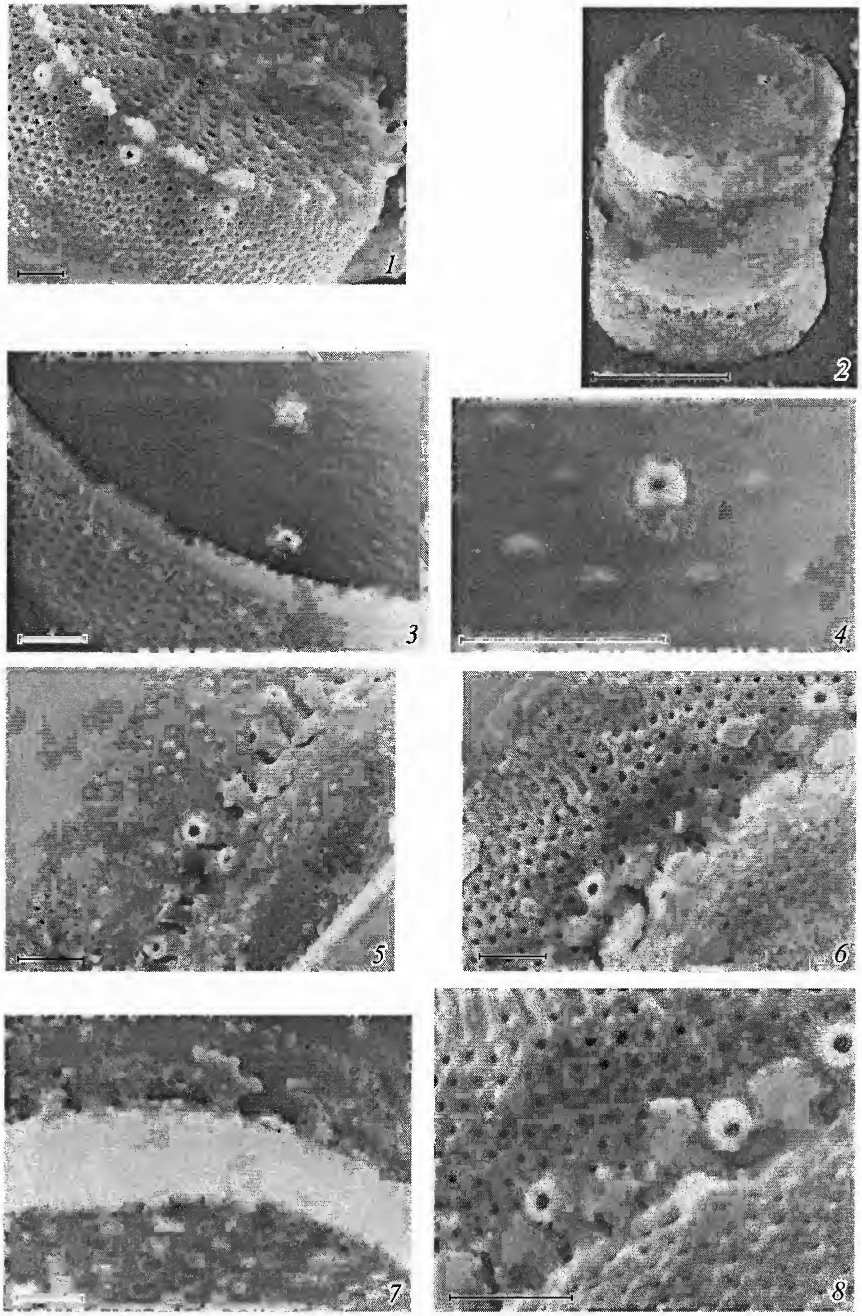


Таблица I. *Stephanodiscus meyeri.*

1 — наружная поверхность лицевой части створки с двурядными рядами ареол, загиб створки, центральный и краевые выросты с опорами; *2* — створки на внутренней поверхности, эксцентрично расположенный центральный вырост, шипы; *3* — створки на внутренней поверхности лицевой части, видны 2 выроста с опорами; *4* — центральный вырост с одной опорой на внутренней поверхности створки; *5—8* — формы шипов. *1*, *3—8* — оз. Байкал; *2* — оз. Огиендо. СЭМ. Масштабные линейки, мкм; *1*, *3—8* — 1; *2* — 10.

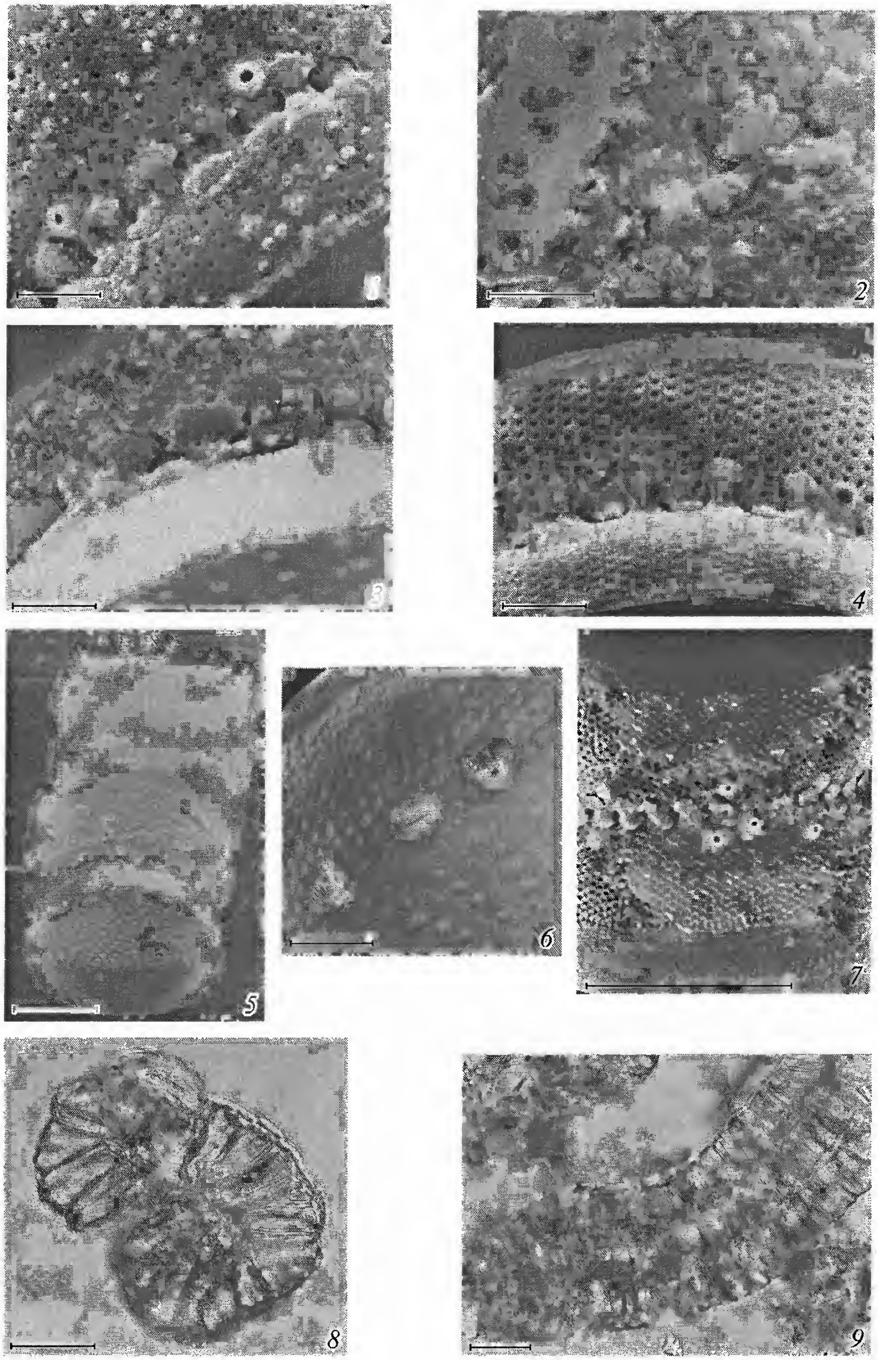


Таблица II. *Stephanodiscus meyeri*.

1—4 — формы шипов; *5* — часть колонии, разделительная створка с остроконечными и раздвоенными шипами; *6* — двугубый и краевые выросты с опорами на внутренней поверхности створки; *7* — шипы, двугубый и краевые выросты с опорами на наружной поверхности створки; *8*, *9* — колонии. *1—4*, *6—9* — оз. Байкал; *5* — оз. Камканда; *1—7* — СЭМ; *8*, *9* — СМ. Масштабные линейки, мкм: *1—4*, *6* — 1; *5*, *7* — 5; *8*, *9* — 10.

К ст. Т. И. Кравцовой, с. 1374

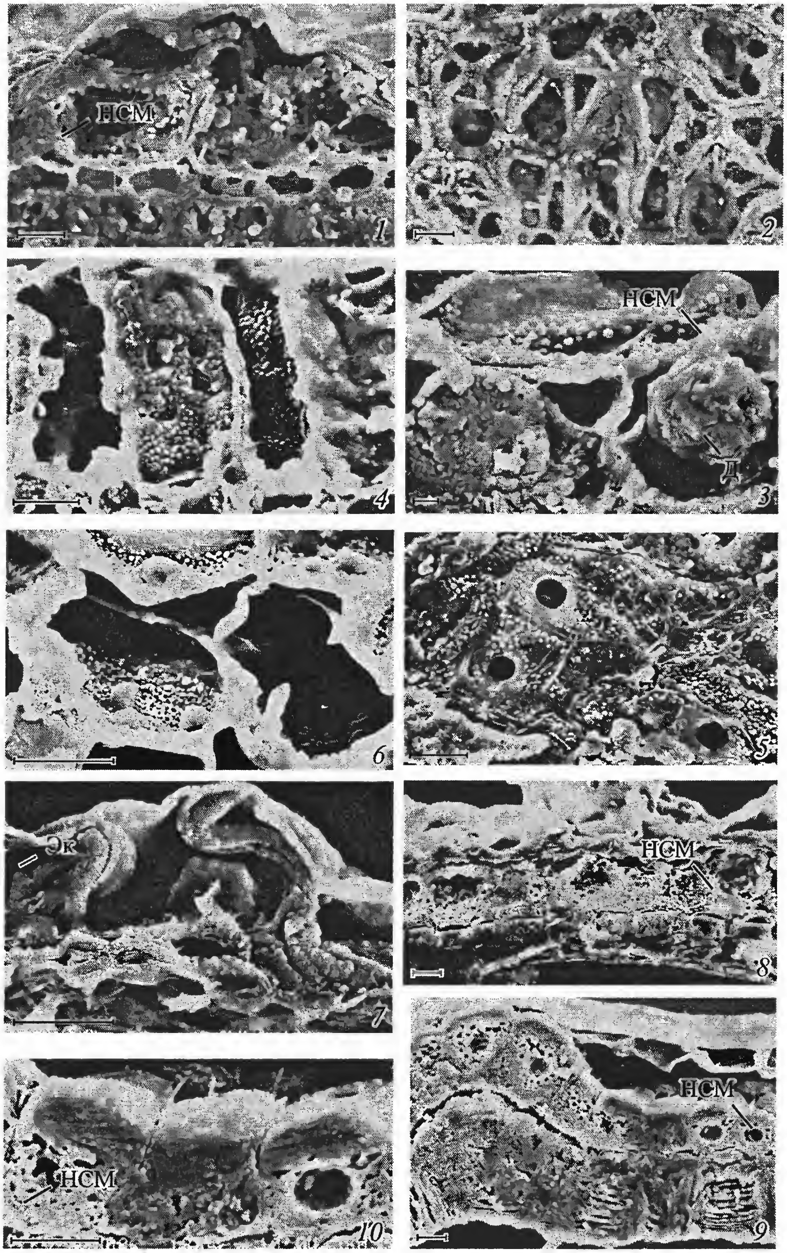


Таблица I. Клетки, сходные с передаточными, в перикарпии представителей сем. *Urticaceae*.

1 — фрагмент поперечного среза перикарпия *Girardinia septentrionalis*, в наружном слое мезокарпия видны клетки с внутренними выростами оболочки; *2* — наружный слой мезокарпия в плане (экзокарпий удален) у *Laportea aestuans*, видна зернистость утолщенных участков внутренней тангенциальной стенки; *3* — зернистость утолщенных участков внутренней стенки клеток наружного слоя мезокарпия у *L. interrupta* на поперечном срезе перикарпия; *4* — зернистость утолщенных участков радиальных клеток наружного слоя мезокарпия у *Nanocnide lobata*; *5* — наружный слой мезокарпия в плане (экзокарпий удален) у *Touchardia latifolia*; *6* — зернистость утолщенных участков внутренней стенки клеток мезокарпия у *Pilea stipulosum*; *7* — зернистость утолщенных участков оболочки клеток экзокарпия у *Pilea symmeria*; *8*—*10* — фрагменты поперечных срезов перикарпия у *Lecanthus peduncularia* (*8*) и *Dorstenia contrajerva* (*9*, *10*): видны губчатые утолщения оболочки клеток наружного слоя мезокарпия. Д — друза оксалата кальция, НСМ — наружный слой мезокарпия, Эк — экзокарпий. Масштабные линейки, мкм: *1*, *2*, *4*—*10* — 10; *3* — 1.

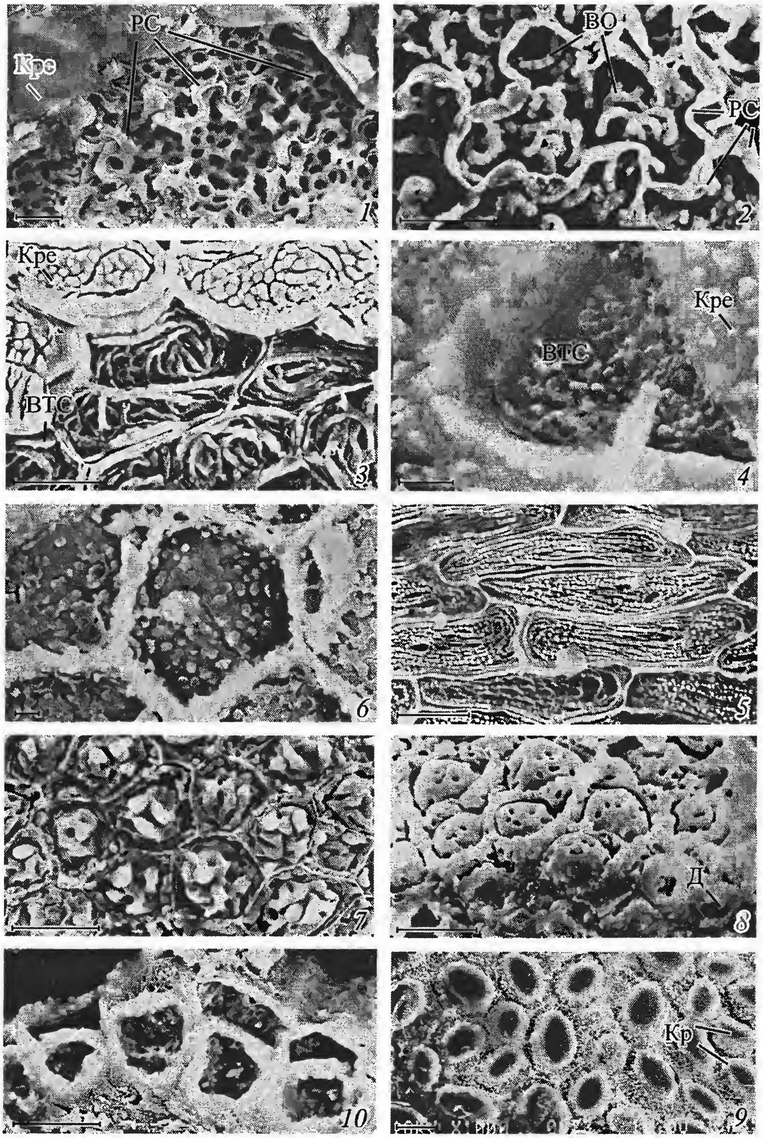


Таблица II. Клетки перикарпия с внутренними выростами оболочки и минеральным содержимым у представителей семейства *Urticaceae*.

1 — внутренний слой мезокарпия в плане у *Leucosyke candidissima*, видны клетки с сохранившимся кремниевым содержимым (вверху слева); внутренние выросты внутренней стенки имеют вид трехмерной сети; *2* — то же у *Maoutia puya*: внутренние выросты оболочки в виде дугообразных тяжей; *3* — то же у *Pouzolzia boiviniana*: внутренние выросты оболочки в виде тесно расположенных тяжей, часть клеток (вверху) с кремниевым содержимым; *4* — то же у *P. zeylanica*, виден фрагмент клетки без кремниевого содержимого с зернистыми внутренними выростами оболочки; *5* — то же у *P. purpusii*: клетки без кремниевого содержимого, видны внутренние выросты внутренней тангенциальной стенки в виде тесно расположенных тяжей и зерен; *6* — кристаллоносная клетка перикарпия в плане у *Myriocarpa longipes*, видна септа с внутренними выростами, отделяющая внутреннюю кристаллсодержащую часть клетки от наружной части; *7* — то же у *Oreocnide frutescens*: септа и радиальные стенки клеток имеют внутренние выросты; *8* — то же у *O. integrifolia*; *9* — то же у *Lecanthus peduncularis*: дендритоподобные выросты оболочки вокруг кристаллов; *10* — кристаллоносные клетки перикарпия на поперечном срезе у *Didymodoxa capensis* после обработки плавиковой кислотой, клеточная оболочка в наружной части клетки имеет внутренние выросты в виде трехмерной сети, кристаллы в нижней части клеток удалены. ВО — выросты оболочки, ВТС — внутренняя тангенциальная стенка, Д — место, занимаемое друзой, Кр — кристалл, Кре — кремниевое содержимое, РС — радиальная клеточная стенка. Масштабные линейки, мкм: *1—3*, *5*, *7—10* — 10; *4*, *6* — 1.

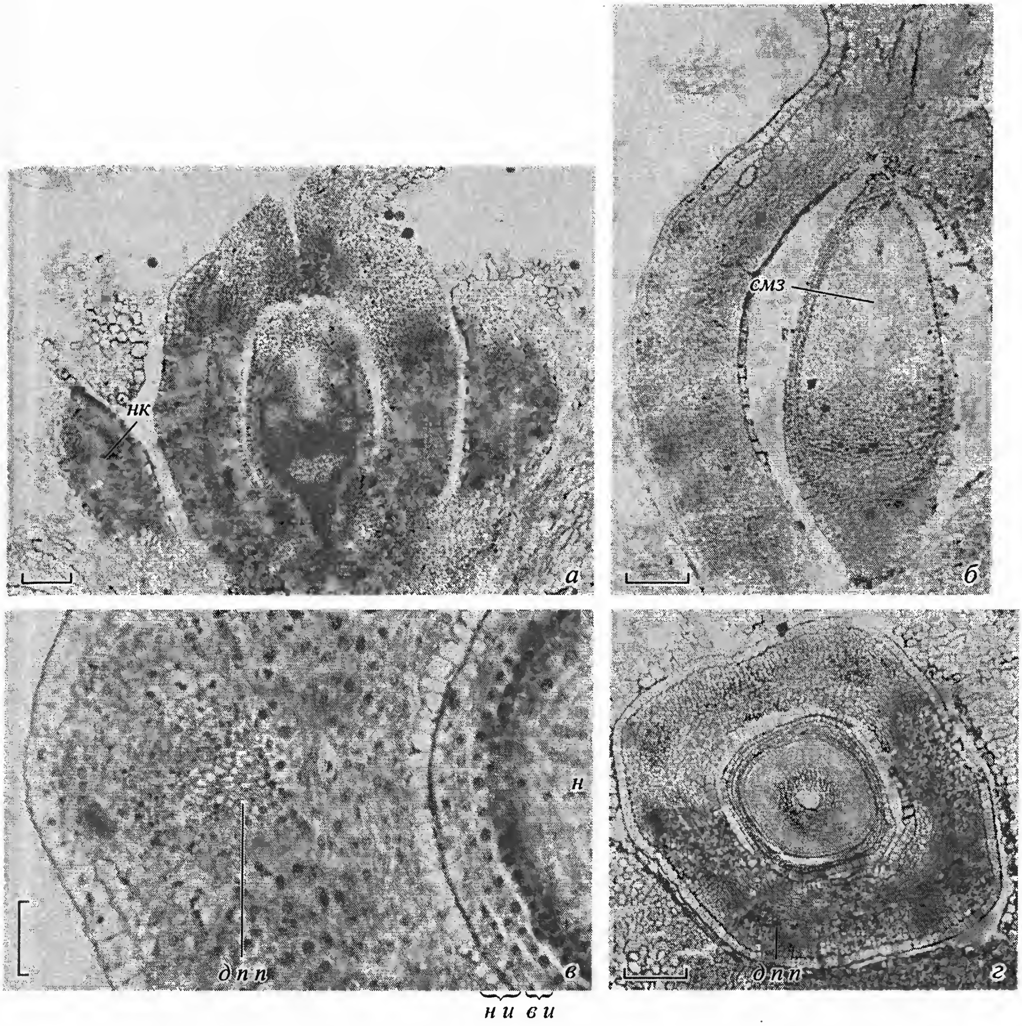


Таблица I. Строение стенки завязи и интегументов *Calligonum junceum* на стадии зрелого семязачатка.

а, б — продольные; *в, г* — поперечные срезы. *а* — завязь и нектарник в день цветения, *б* — завязь после оплодотворения, *в* — фрагмент стенки завязи и интегументов, *г* — укрупнение проводящих пучков в перикарпии. *в и* — внутренний интегумент, *д п п* — дорсальный проводящий пучок, *н и* — наружный интегумент, *смз* — семязачаток. Масштабные линейки, мкм: *а, б, г* — 100, *в* — 50.

К с. 1382

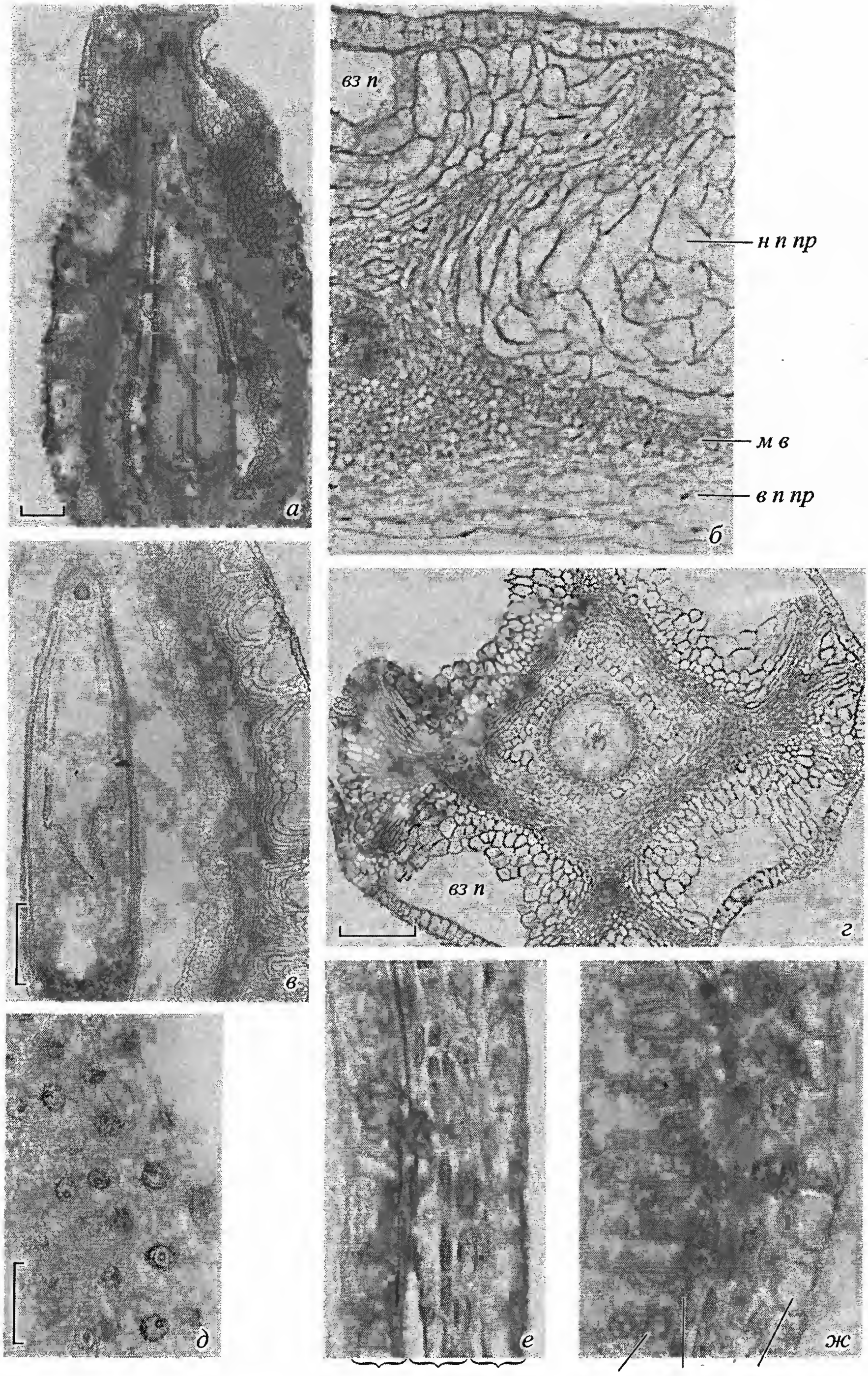


Таблица II. Строение перикарпия и спермодермы *Calligonum junceum* на стадии глобулярного зародыша.

а—в, *д*, *е* — продольные; *г*, *ж* — поперечные срезы. *а* — плод на стадии раннего глобулярного зародыша; *б* — фрагмент перикарпия; *в* — фрагмент плода на стадии позднего глобулярного зародыша; *г* — формирование аэренхимы в перикарпии; *д* — эндосперм; *е*, *ж* — спермодерма. *в и* — внутренний интегумент, *вз п* — воздухоносная полость, *в п пр* — внутренняя паренхима перикарпия, *в э в и* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *м в* — механические волокна, *н и* — наружный интегумент, *н э н и* — наружная эпидерма наружного интегумента, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Масштабные линейки: *а* — 1000 мкм; *б* — 100 мкм; *в*, *г* — 0.5 мм; *д*, *е*, *ж* — 25 мкм.

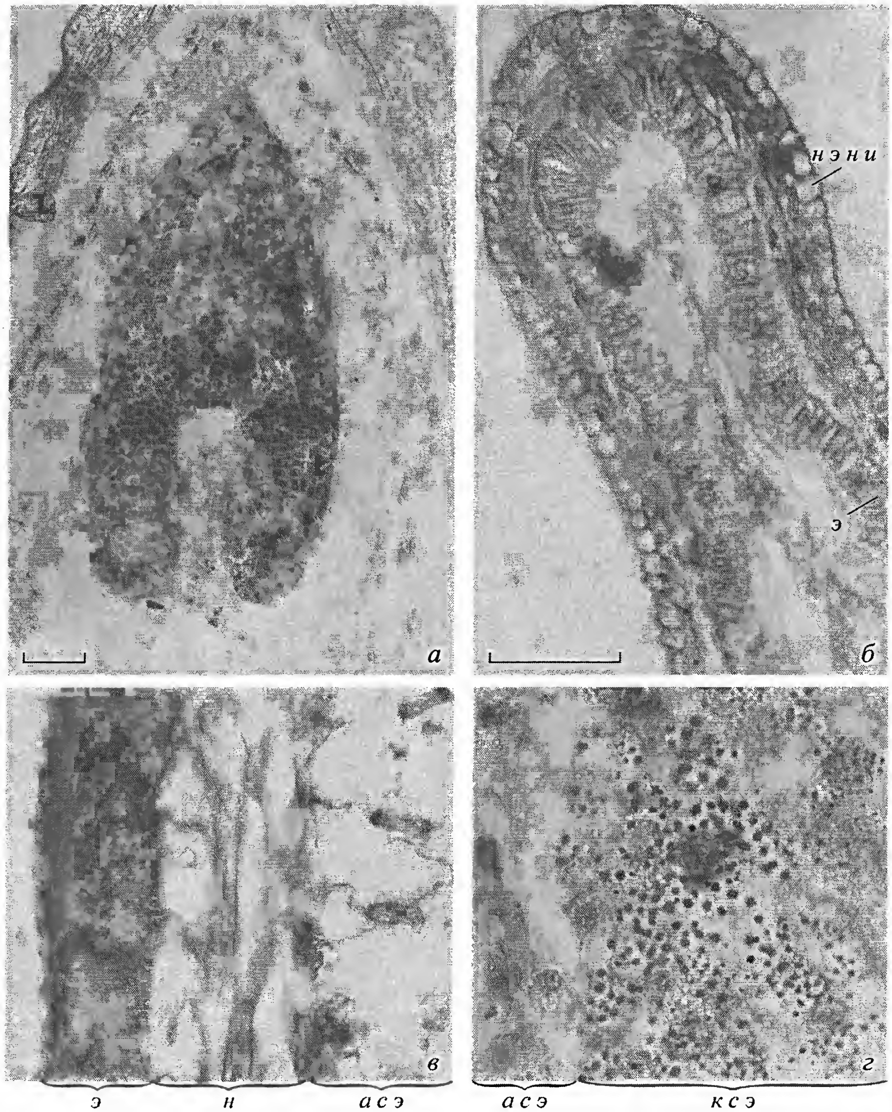


Таблица III. Строение перикарпия и спермодермы *Calligonum junceum* на стадии органогенеза в зародыше.

а, *в*, *г* — продольные; *б* — поперечный срезы. *а* — зародыш, *б* — формирующаяся семенная кожура, *в* — митотические деления периферического слоя эндосперма, *г* — алейроновый и крахмалоносные слои эндосперма. *а с э* — алейроновый слой эндосперма, *к с э* — крахмалоносный слой эндосперма, *н* — нуцеллус, *э* — эндосперм. Остальные обозначения те же, что на табл. I и II. Масштабные линейки, мкм: *а* — 100; *б* — 50; *в*, *г* — 25.

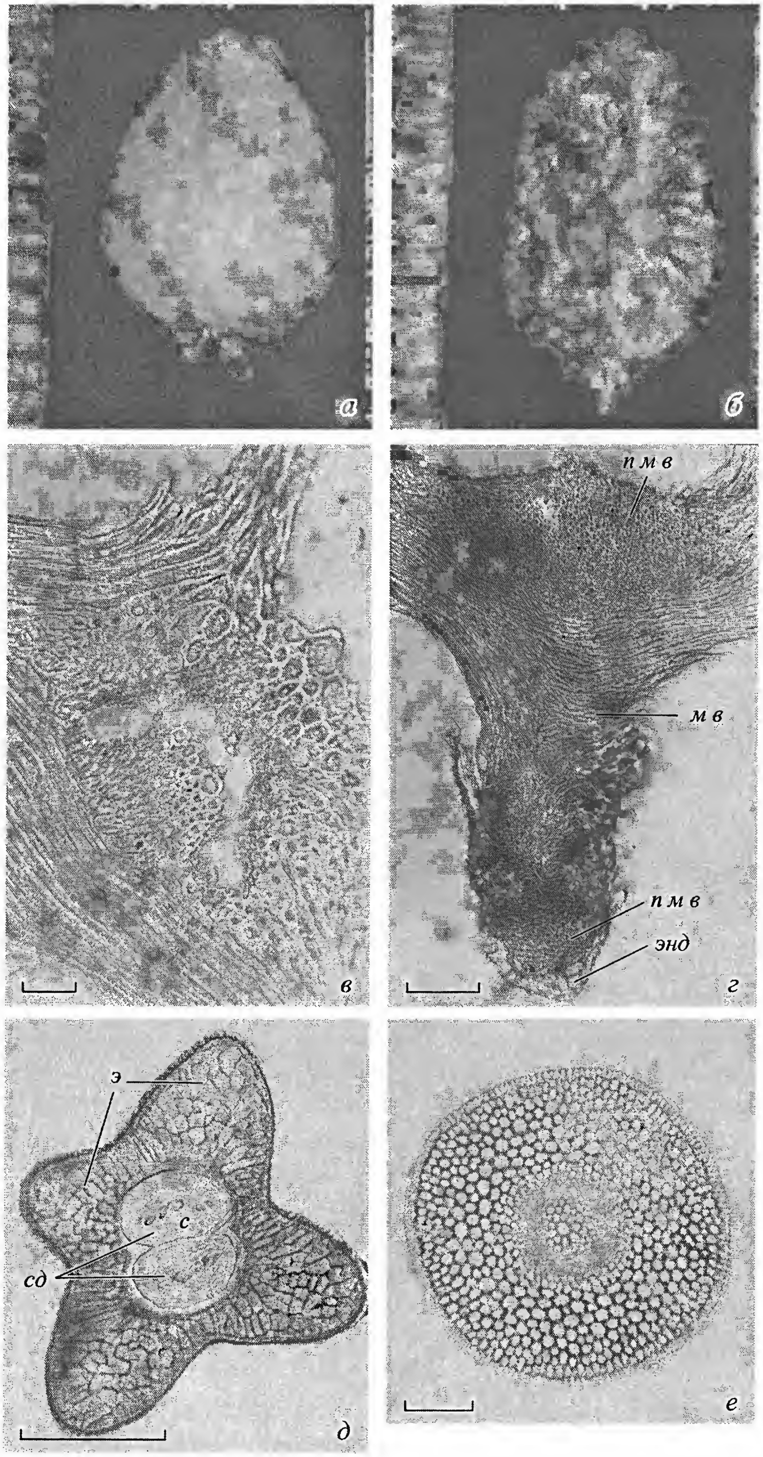


Таблица IV. Зрелый плод *Calligonum junceum* (поперечные срезы).

а — плод; *б* — плод с удаленной эпидермой перикарпия; *в* — фрагмент перикарпия в области проводящего пучка; *г* — фрагмент перикарпия в области внутреннего изгиба, *д* — 4-лопастный эндосперм и семядоли; *е* — гипокотиль. *п м в* — поперечные механические волокна, *сд* — семядоли, *энд* — эндокарпий. Остальные обозначения те же, что на рис. 4. Масштабные линейки: *в*, *г*, *е* — 100 мкм; *д* — 0.5 мм.

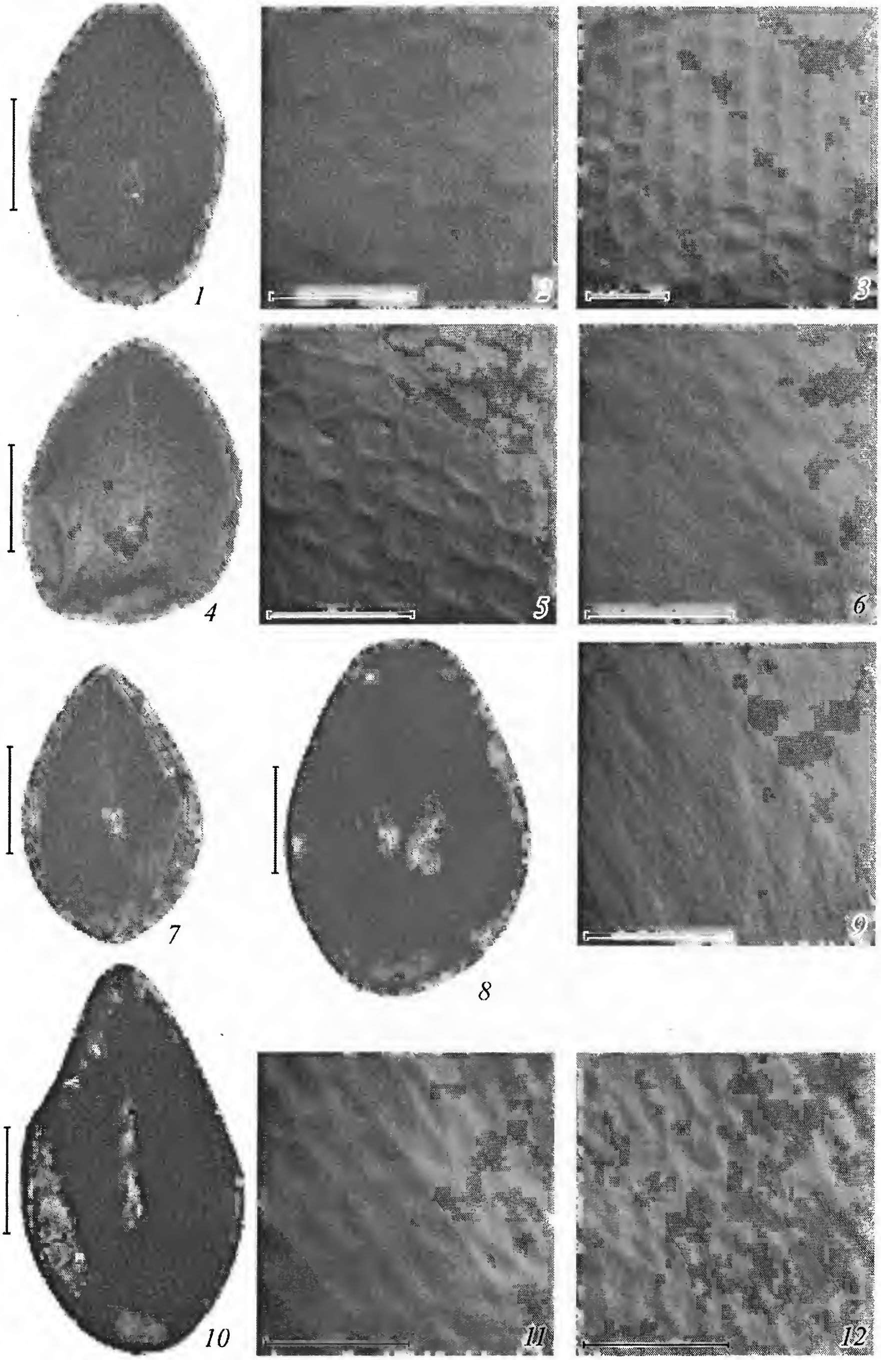


Таблица I. Форма и поверхность эремов видов рода *Myosotis*.

1—*3* — *M. palustris*; *4*, *5* — *M. caespitosa*; *6*, *7* — *M. sylvatica*; *8*, *9* — *M. austrosibirica*; *10*, *11* — *M. sajanensis*; *12* — *M. krylovii*. Масштабные линейки, мкм: *2*, *3*, *5*, *6*, *9*, *11*, *12* — 100; *1*, *4*, *7*, *8*, *10* — 600.

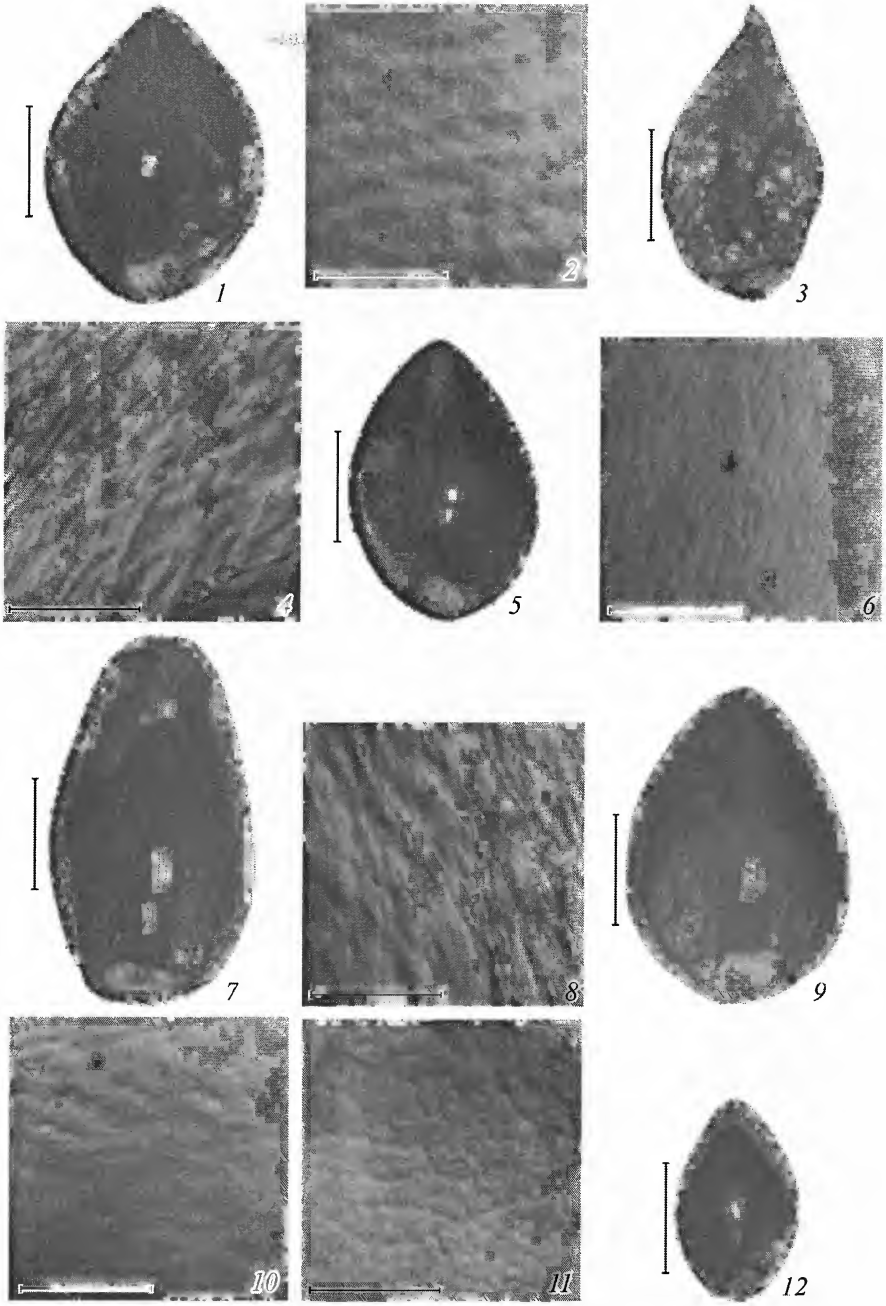


Таблица II. Форма и поверхность эремов видов рода *Myosotis*.

1, *2* — *M. pseudovariabilis*; *3*, *4* — *M. sachalinensis*; *5*, *6* — *M. arvensis*; *7*, *8* — *M. asiatica*; *9*, *10* — *M. austrosibirica*; *11*, *12* — *M. stricta*. Масштабные линейки, мкм: 2, *4*, *6*, *8*, *10*, *11* — 100; *1*, *3*, *5*, *7*, *9*, *12* — 600.

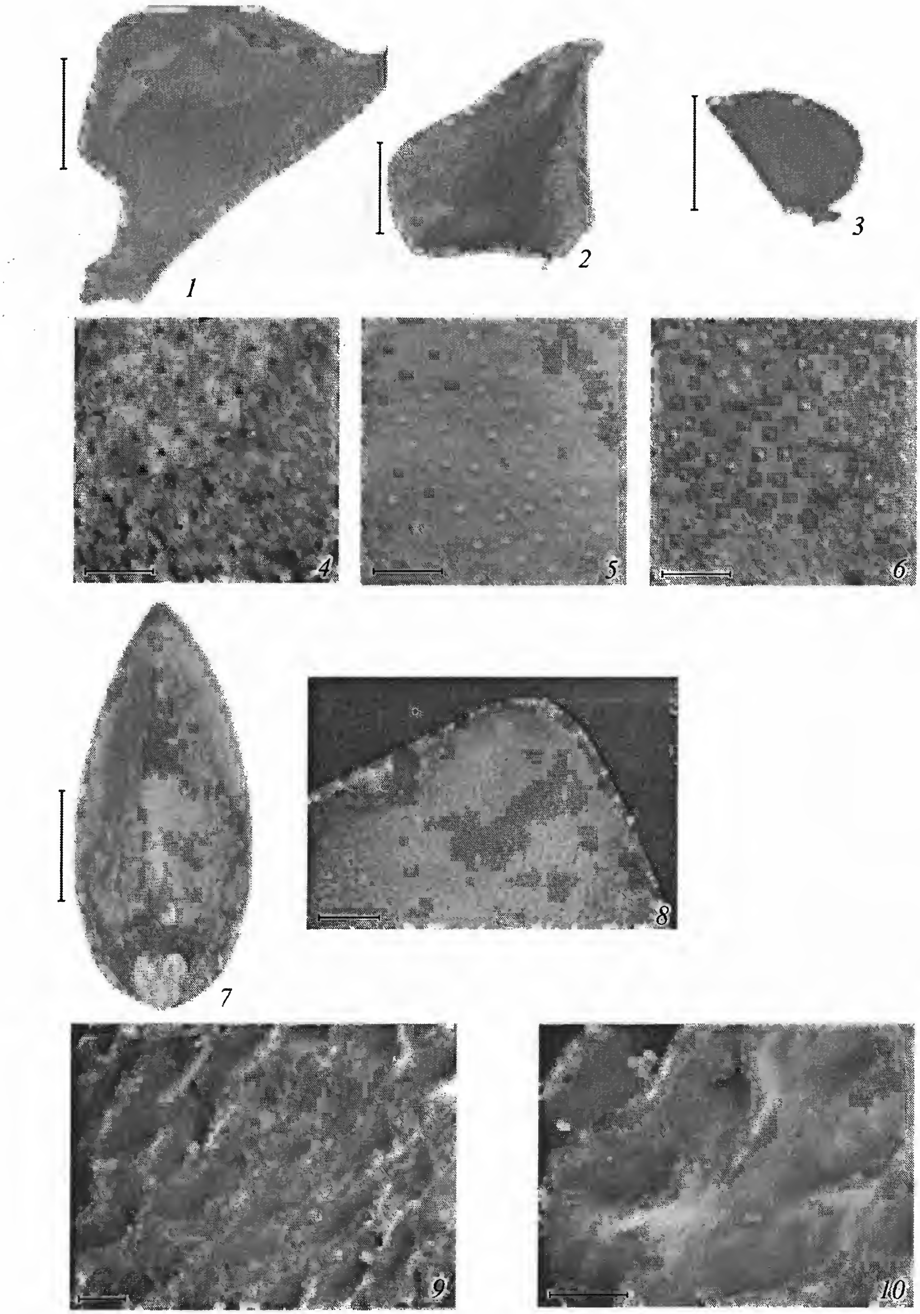


Таблица III. Форма и поверхность эремов видов рода *Trigonotis* и *Trigonocaryum*.

1, *4* — *Trigonotis radicans*; *2*, *5* — *T. myosotidea*; *3*, *6* — *T. peduncularis*; *7*—*10* — *Trigonocaryum involucratum*. Масштабные линейки: 1—3 — 700 мкм; 4—6, 8 — 100 мкм; 7 — 0.5 мм; 9, 10 — 10 мкм.

К ст. А. Л. Аверьяновой, с. 1394

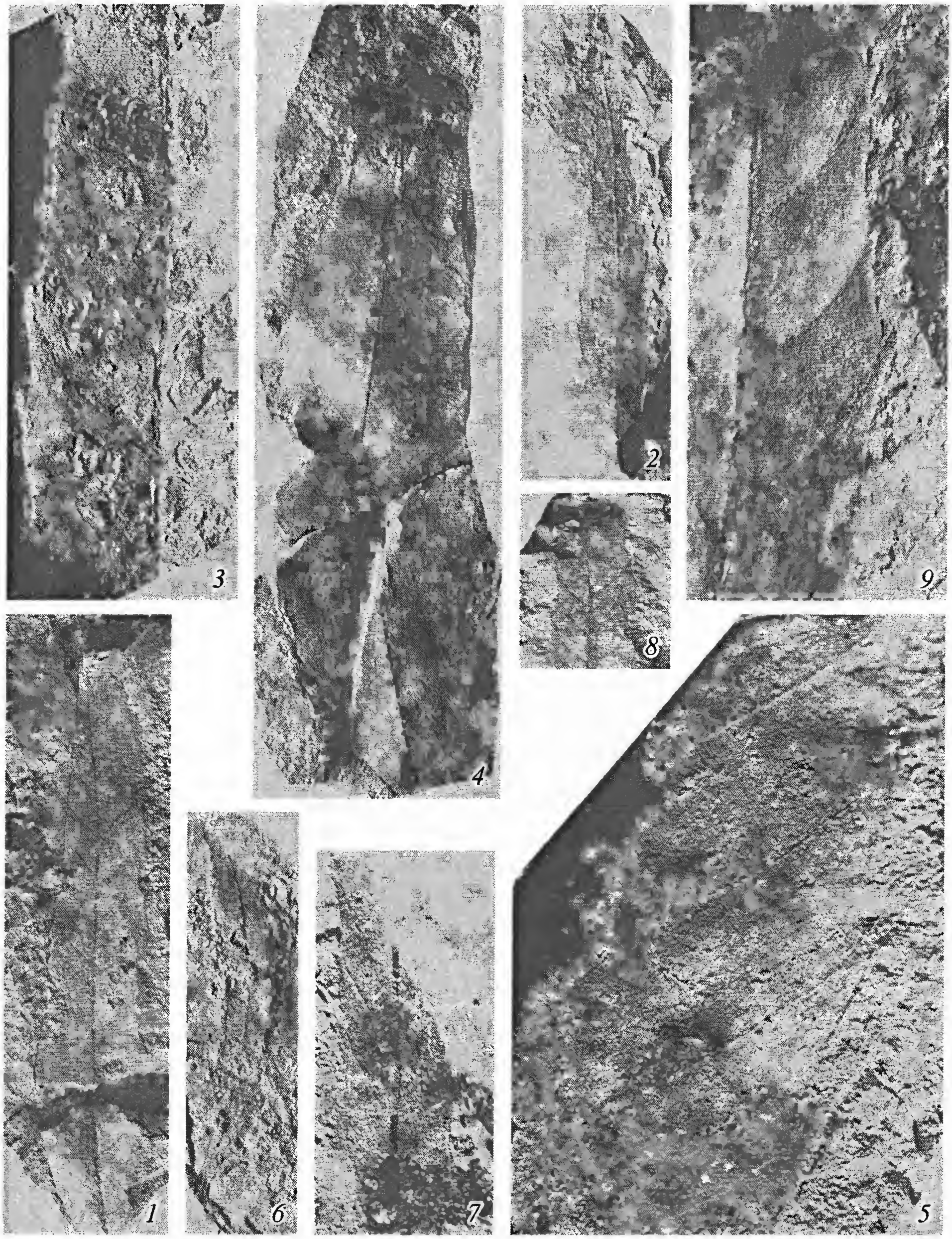


Таблица I. *Dryophyllum curticellense* (*1—7*) и *D. kryshtofovichii* (*8*, *9*) из верхнего эоцена Аккезени, кол. 985.

1 — отп. 64, *2* — отп. 67, *3* — то же, ×3, *4* — отп. 65А, *5* — то же, ×3, *6* — отп. 70, *7* — то же, ×3, *8* — отп. 72, *9* — то же, ×3.

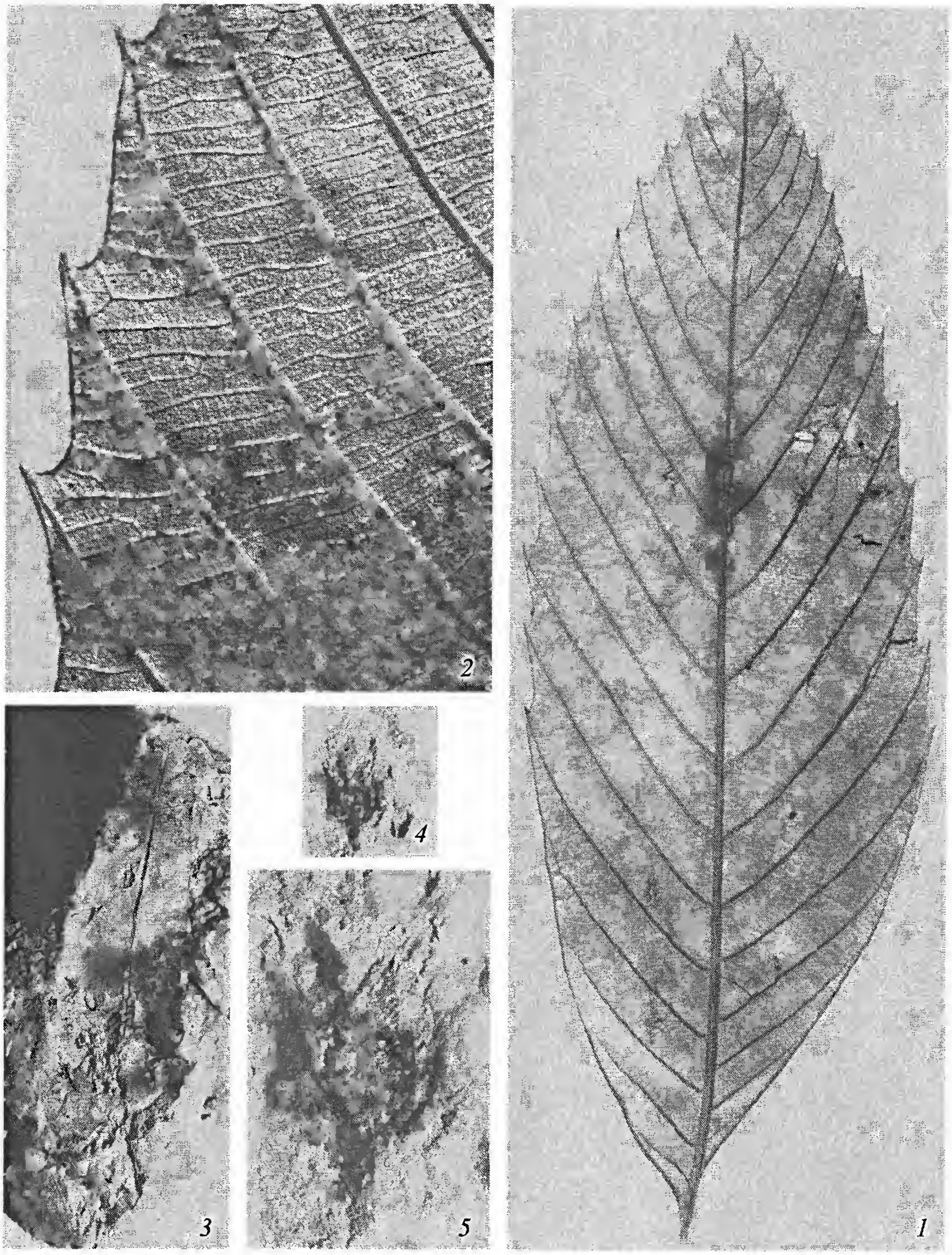


Таблица II. Современные и ископаемые растения.

1 — *Castanopsis indica*, Yunnan, Che-li Hsien, C.-W. Wang, 6 II 1936, № 175786, *2* — то же, ×3; *3*—*5* — верхний эоцен, Аккезень, кол. 985, *3* — *Myrica lignitum*, отп. 57, *4* — *Populus kiinkerischiensis*, отп. 126, *5* — то же, ×3.

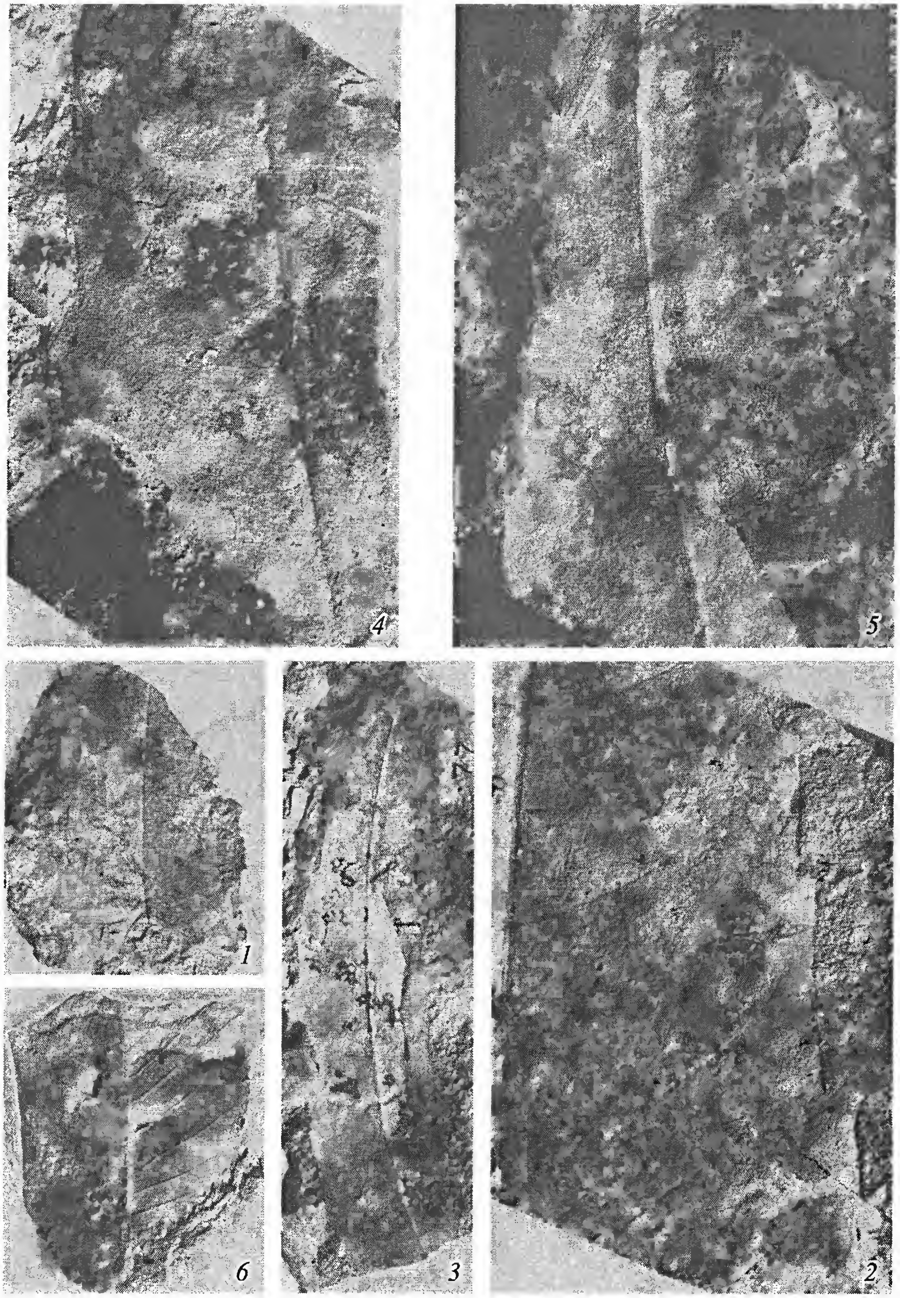
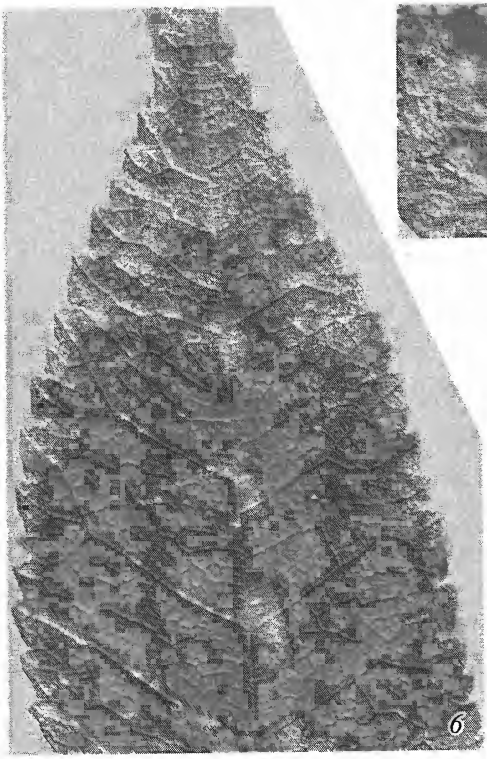
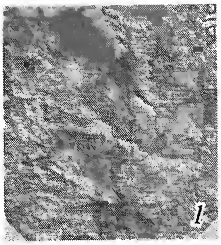
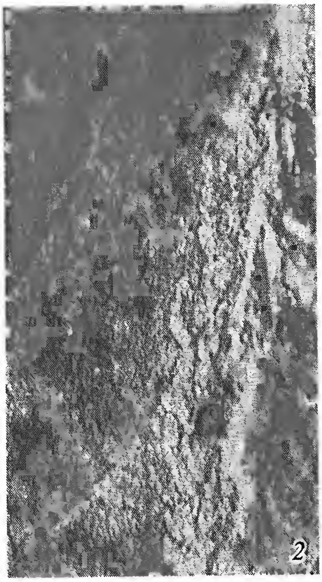
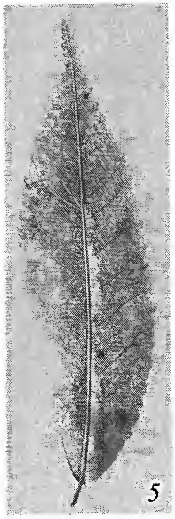


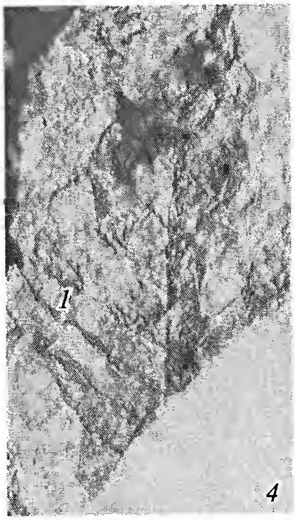
Таблица III. *Myrica lignitum* (*1*—*5*) и *Ulmus schischkinii* (*6*) из верхнего эоцена Аккезени, кол. 985.
1 — отп. 59, *2* — то же, ×4, *3* — отп. 77, *4*, *5* — то же, ×3, *6* — отп. 52.


6


1


2


5



4

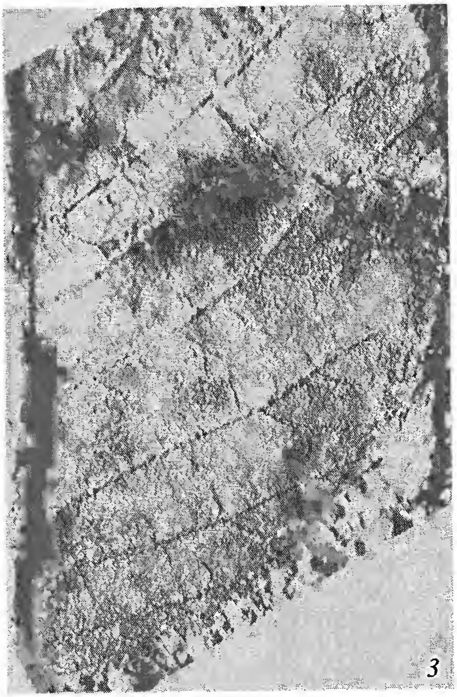

3

Таблица IV. Ископаемый *Ulmus schischkinii* (*1—4*) из верхнего эоцена Аккезени, кол. 985 и современный *U. lanceifolia* (*5*).

1 — отп. 55, *2* — отп. 52А, ×6, *3* — отп. 52, *4* — отп. 50, *5* — Юннань, У Чжэн-и, Ан. А. Федоров, И. А. Линчевский, М. Э. Кирпичников, V 28 1955, № 136678, *6* — то же, ×3.

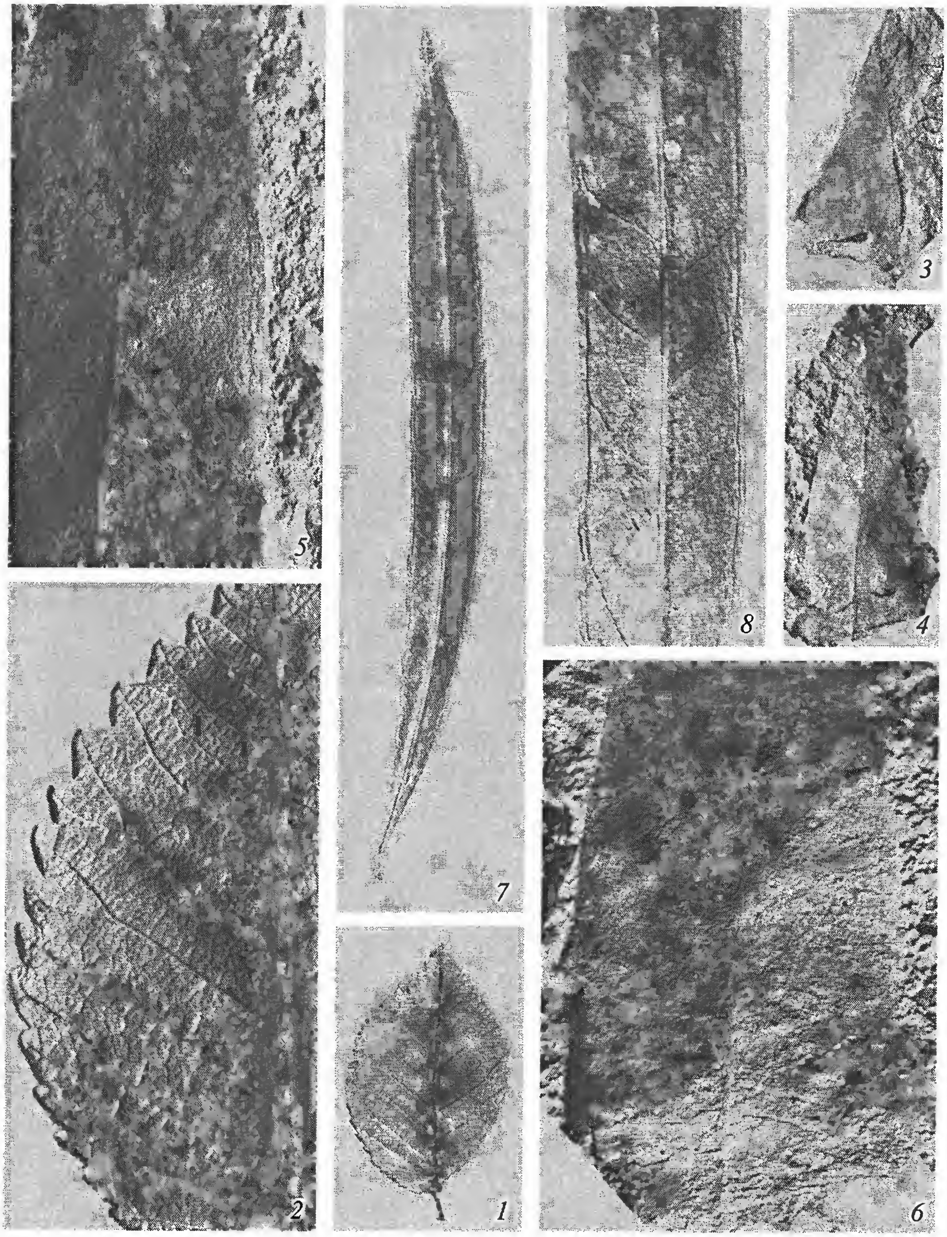


Таблица V. Современные *Ulmus parvifolia* (*1*) и *Thevetia peruviana* (*7*, *8*), ископаемый *Apocynophyllum borissovii* из верхнего эоцена Аккезени, кол. 985 (*3—6*).

1 — Japonia, Kiu-Siu, Китани-мура, X 1888, № 1704, *2* — то же, ×3, *3* — отп. 78А, *4* — отп. 78, *5*, *6* — то же, ×3, *7*, *8* — Yunnan: Xishuanbanna, K. S. Chow et P. P. Wan, 1980, № 80206, *7* — нат. вел., *8* — ×3.

муляции минеральных веществ (кремнезема и других соединений кремния). Предполагаемый вектор развития совпадает с направлением изменения цвета плодов от беловатых к коричневатым и затем черным, что обусловлено все большим накоплением в тканях перикарпия, наряду с минеральными веществами, танинов.

Благодарности

Хочу поблагодарить за помощь в получении материала (зрелых плодов) C. M. Wilmot-Dear (Royal Botanic Gardens, Kew) и Dr. K. G. Sikes (Missouri Botanical Garden). За ценные советы я благодарна О. В. Яковлевой, А. Е. Васильеву и Ю. В. Гамалею.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49660).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1954. 499 с.

Александров В. Г., Первухина Н. В. Особенности строения плодов зонтичных, имеющих толстый перикарпий (в связи с биологией их прорастания) // Сов. ботаника. 1946. Т. 14. № 1. С. 31—42.

Александров В. Г., Савченко М. И. Морфолого-анатомические особенности семянок сложноцветных из трибы *Anthemideae* как показатель условий их происхождения и местообитания // Бот. журн. 1949. Т. 34. № 2. С. 129—147.

Быкова О. П., Яковлева О. В. Строение плодов и семян некоторых видов рода *Alcea* L. и выявление причин, способствующих или препятствующих прорастанию семян // Раст. ресурсы. 2002. Т. 38. Вып. 3. С. 20—29.

Гамалей Ю. В. Транспортная система сосудистых растений. СПб., 2004. 424 с.

Кравцова Т. И. Формирование покровов плода и семени *Urtica dioica* и *U. cannabina* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 2. С. 52—65.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия и семенной кожуры в семействе *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 5. С. 1—14.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анат. и морф. раст., посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина. СПб., 2—6 июля 1997. С. 74—75.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Forsskaoleae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2001а. Т. 86. № 6. С. 18—39.

Кравцова Т. И. Строение перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) в связи с ее систематикой // Бот. журн. 2001б. Т. 85. № 11. С. 29—41.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Lecantheae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 12—30.

Кравцова Т. И. Строение семенной кожуры в семействе *Urticaceae* и родственные связи порядка *Urticales* // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 11. С. 11—41.

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраскульптура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Кравцова Т. И., Яковлева О. В. О некоторых структурных особенностях содержащего минеральные отложения слоя перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. Тез. докл., представленных II (X) съезду Русского ботанического общества. СПб., 1998. Т. 2. С. 47.

Меликян А. П., Мурадян Л. Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysanthеminae* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 8. С. 1123—1133.

Первухина Н. В. Морфолого-анатомический анализ плода зонтичных в применении к их систематике. Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1947. 95 с.

Яковлева О. В., Кравцова Т. И. Ультраструктура клеток перикарпия *Urtica dioica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 33—41.

Corner E. J. H. The seeds of dicotyledons. Cambridge, 1976. Vol. 1. 311 p.

Diane N., Hilger H. H., Gottschling M. Transfer cells in the seeds of *Boraginales* // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 140. N 2. P. 155—164.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic assoc. Special vol. N 40B, Oxford, 1989. Vol. 2. «Higher» *Hamamelididae*. P. 285—308.

Gottschling M., Hilger H. H. First fossil record of transfer cells in angiosperms // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90. N 6. P. 957—959.

Gunning B. E. S., Pate J. S. «Transfer cells». Plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes — their occurrence, structure and development // Protoplasma. 1969. Vol. 68. N 1—2. P. 107—133.

Gunning B. E. S., Pate J. S. «Transfer cells» // Dynamic aspects of plant ultrastructure / Ed. by A. W. Robards. London, 1974. P. 441—480.

Kaniewski K. Development of the hydrocyte (storage tracheid) system in the pericarp of *Raphanus sativus* L. // Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. Biol. 1967. Vol. 15. N 3. P. 171—180.

Kravtsova T. I., Friis I., Wilmot-Dear C. M. Morphology and anatomy of fruits in *Pouzolzia* (*Urticaceae*) in relation to taxonomy // Kew Bull. 2003. Vol. 58. N 2. P. 297—327.

Offler C. E., McCurdy D. W., Patric J. W., Talbot M. J. Transfer cells: cells specialized for a special purpose // Annu. Rev. Pl. Biol. 2002. Vol. 54. P. 432—454.

Pirwitz K. Physiologische und anatomische Untersuchungen an Speichertracheiden und Velamen // Planta. 1931. Bd 14. S. 19—76.

Poljakov A., Somers G. F., Werker E., Gallagher J. L. Seeds of *Kosteletzkya virginica* (*Malvaceae*): Their structure, germination and salt tolerance. I. Seed structure and germination // Amer. J. Bot. 1992. Vol. 79. N 3. P. 249—256.

Ramstad E. Les cellules intercalaires du pericarpe de l'ortie comme systeme transporteur // Arch. Inst. Bot. Liège. 1946—1947. T. 18. P. 638—644.

Ramstad E. Study of a special system of transportation in the epicarp of *Urticaceae* // J. Amer. Pharm. Assoc. 1954. Vol. 43. N 8. P. 457—460.

Werker E. Seed anatomy. Encyclopedia of plant anatomy. 1997. Bd 10. Teil 3. 424 S.

SUMMARY

The cells with wall ingrowths are found to occur often in the pericarp and the seed coat of the representatives of the *Urticaceae*. Their structure, localization in the pericarp and seed coat tissues, distribution in taxa within the family are reported and possible functional significance is discussed.

УДК 581.47 : 581.48 (582.657.2) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© О. А. Ашурметов, У. Н. Жапакова, Т. Е. Матюнина

ФОРМИРОВАНИЕ ПОКРОВОВ ПЛОДА И СЕМЕНИ У *CALLIGONUM JUNCEUM* (*POLYGONACEAE*)

O. A. ASHURMETOV, U. N. JAPAKOVA, T. E. MATYUNINA. DEVELOPMENT OF FRUIT AND SEED COVERS IN *CALLIGONUM JUNCEUM* (*POLYGONACEAE*)

Научно-производственный центр «Ботаника» АН Республики Узбекистан
700143 Ташкент, ул. Ф. Ходжаева, 32
E-mail: botany@uzsci.net
Поступила 05.01.2005
Окончательный вариант получен 31.01.2006

Изучено формирование перикарпия и спермодермы от момента раскрытия цветка до полного формирования плода у *Calligonum junceum* (сем. *Polygonaceae*), произрастающего в Юго-Западном Кызылкуме. Преобразование перикарпия начинается со стадии двойного оплодотворения, а резкие структурные изменения — со стадии глобулярного зародыша. Важные особенности этих преобразований — появление аэренхимы и дифференциация различно ориентированных механических волокон со сложной конфигурацией. В спермодерме по мере развития происходит укрупнение клеток экзотесты, сжатие эндотесты и двух слоев тегмена. Адаптация плодов к аридным условиям осуществляется главным образом за счет перикарпия, структура которого обеспечивает наиболее распространенный способ диссеминации в пустыне — анемогеохорию. Изучение морфолого-анатомического строения перикарпия и спермодермы позволяет отнести плод *C. junceum* к семянковидным.

Ключевые слова: *Polygonaceae*, *Calliphysa*, *Calligonum junceum*, семязачаток, зародыш, эндосперм, плод, перикарпий, семенная кожура, адаптация.

Виды рода *Calligonum* (кандым) являются типичными представителями флоры пустынь Средней Азии (Гранитов, 1964). Эти растения обращают на себя внимание наличием некоторых спорных вопросов систематики и филогении. Дискутируется положение монотипной секции *Calliphysa*, которую одни авторы (Быков, 1968; Закиров, Парпиев, 1971; Набиев, 1971 и др.) считают исходной, а другие (Дробов, 1953) — производной. Н. А. Базилевская (1955) отрицает наличие генетической связи секции *Calliphysa* с другими секциями рода и считает ее обособленной ветвью предков рода *Calligonum*. П. Халкузиев (1985, 1990) относит секцию *Calliphysa* к самостоятельному роду. Разделение рода *Calligonum* на 4 секции (Павлов, 1936) основывается на морфологии плодов: 1. Sect. *Calliphysa* Endl. — щетинистые плоды заключены в перепончатую пленку; 2. Sect. *Eucalligonum* Borszcz. — щетинистые плоды без пленки; 3. Sect. *Pterygobasis* Borszcz. — крылато-щетинистые плоды; 4. Sect. *Pterococcus* (Pall.) Endl. — крылатые плоды.

Имеются сведения по развитию мужских и женских генеративных структур, за исключением формирования покровов плодов, у некоторых представителей из 4 секций: *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. (*Calliphysa*), *C. eriopodum* Bge., *C. caput-medusae* Schrenk, *C. matteianum* Drob., *C. rubescens* Mattei (*Eucalligonum*), *C. setosum* Litv., *C. paletzkianum* Litv. (*Pterygobasis*), *C. leucocladum* (Schrenk) Bge. (*Pterococcus*) (Турсунов, Матюнина, 1991; Matyunina, 1992; Ashurmetov et al., 2000; Ашурметов и др., 2003). Существуют фрагментарные данные по развитию покровов плода у 6 видов рода *Calligonum* (Матюнина, Жапакова, 2002). Изучение сопряженности формирования покровов плода и семени с развитием эмбриональных структур у представителей этого рода ранее не проводилось. Исследования такого рода позволяют проследить весь процесс формирования покровов плода с ранних этапов и уточнить его морфологический тип (Терехин, 1996; Батыгина, 2000). З. Т. Артюшенко, Ал. А. Федоров (1986), Т. А. Федотова (1991) относят плоды гречишных к ореховидным, Р. Е. Левина (1987) — к семянковидным. Халкузиев (1990) плод *Calligonum junceum* считает сухой ягодой, утерявшей в ксерофильных условиях свою мякоть.

Нами было предпринято сравнительное изучение формирования семени и плода и эмбриональных процессов (с момента раскрытия цветка до созревания плода) у 5 представителей из 4 секций рода *Calligonum*: *C. junceum* (Fisch. et Mey.) Litv. (*Calliphysa*), *C. eriopodum*, *C. caput-medusae* (*Eucalligonum*), *C. setosum* Litv., (*Pterygobasis*), *C. leucocladum* (*Pterococcus*). Это позволяет выявить дополнительные признаки для решения спорных вопросов систематики и филогении этого рода, а также установить тип плода и его адаптивные признаки к аридным условиям обитания. Настоящая публикация является первой в серии работ и посвящена изучению *C. junceum* (Fish. et Mey.) Litv. (sect. *Calliphysa*).

Материал и методика

Объектом исследования послужили цветки, развивающиеся и зрелые плоды *Calligonum junceum*, которые были собраны в Юго-Западном Кызылкуме (Бухарская обл. Республики Узбекистан) в мае—июне 1995—2000 гг.

Развитие завязи, семязачатка, зародышевого мешка, эндосперма и зародыша изучали на микротомных и сделанных от руки препаратах. Фиксацию материала проводили в фиксаторе Карнуа (3 : 1). Постоянные препараты изготовлены по общепринятой цитоэмбриологической методике, окрашены по Фельгену, с последующей подкраской гематоксилином Эрлиха (Паушева, 1986). Морфология и анатомия зрелого плода изучены по общепринятой методике (Прозина, 1960). Поперечные срезы плода сделаны от руки после предварительного помещения его в размягчающую жидкость: глицерин—спирт—вода (1 : 1 : 1). Рисунки и микрофотографии изготовлены под световым микроскопом МБИ-3 с помощью рисовального аппарата РА-6 и микрофотонасадки МФН-12.

Результаты исследования

Изучение развития плода *C. junceum* показало, что преобразование стенки завязи и семязачатка начинается сразу же после оплодотворения. Оно идет быстрыми темпами и завершается через 12—15 дней.

Развитие семенной кожуры и перикарпия мы описываем по стадиям, предложенным для цветковых растений (Nikiticheva, 1992).

1) Зрелый семязачаток (рис. 1; табл. I). Семязачаток ортотропный, крассинуцеллятный, с двумя двухслойными интегументами, занимает почти всю полость завязи (рис. 1, *а*, *б*; табл. I, *а*, *в*). В микропилярной части оба интегумента утолщены: наружный — до 5 слоев, внутренний — до 6—7. Микропиле сформировано внутренним интегументом. Клетки обоих слоев внутреннего интегумента богаче цитоплазмой, чем клетки наружного. Они крупные одноядерные, густоплазменные, и, по-видимому, выполняют секреторную функцию (табл. I, *в*). Эпидермальные клетки нуцеллуса, наружные стенки которых покрыты кутикулой, находятся в жизнедеятельном состоянии до стадии начала дифференциации зародыша. В микропилярной части семязачатка эпидерма нуцеллуса образует нуцеллярный колпачок из 5—6 рядов клеток, а в халазальной части хорошо развита гипостаза, которая представляет собой группу специализированных клеток с сильно утолщенными и лигнифицированными оболочками. Клетки располагаются в 4—5 рядов и вытянуты по направлению к проводящему пучку семязачатка. Проводящий пучок доходит до халазы и затем раздваивается, охватывая всю халазальную часть семязачатка (рис. 1, *а*). Проводящая система в интегументах отсутствует.

Завязь образована 4 плодолистиками, каждый из которых снабжен дорсальным и 2 мелкими вентральными проводящими пучками. Стенка завязи на поперечном срезе мелкоклеточная, паренхимная, 20-слойная, со сравнительно слабой дифференциацией на ткани (рис. 1, *в*; табл. I, *в*). Зоны соединения плодолистиков на всех этапах развития завязи, от мелких бутонов до зрелых цветков, едва обозначены слабым изгибом эпидермы во внутрь завязи. Наружная однорядная эпидерма выделяется за счет крупных, толстостенных, почти квадратных клеток, покрытых кутикулой; клетки внутренней эпидермы мельче. Под наружной эпидермой имеется зона из сравнительно крупных толстостенных клеток, число рядов которых варьирует от одного в области проводящих пучков до 3—4 между ними. Клетки внутренней зоны мелкие, с крупными ядрами и густой цитоплазмой.

На этой стадии семязачатка из халазальной мегаспоры заканчивается формирование 8-ядерного, 7-клеточного зародышевого мешка удлиненной формы по Polygonum-типу. Яйцевой аппарат хорошо дифференцирован. Яйцеклетка крупнее синергид, у последних имеется нитчатый аппарат. Полярные ядра сливаются перед

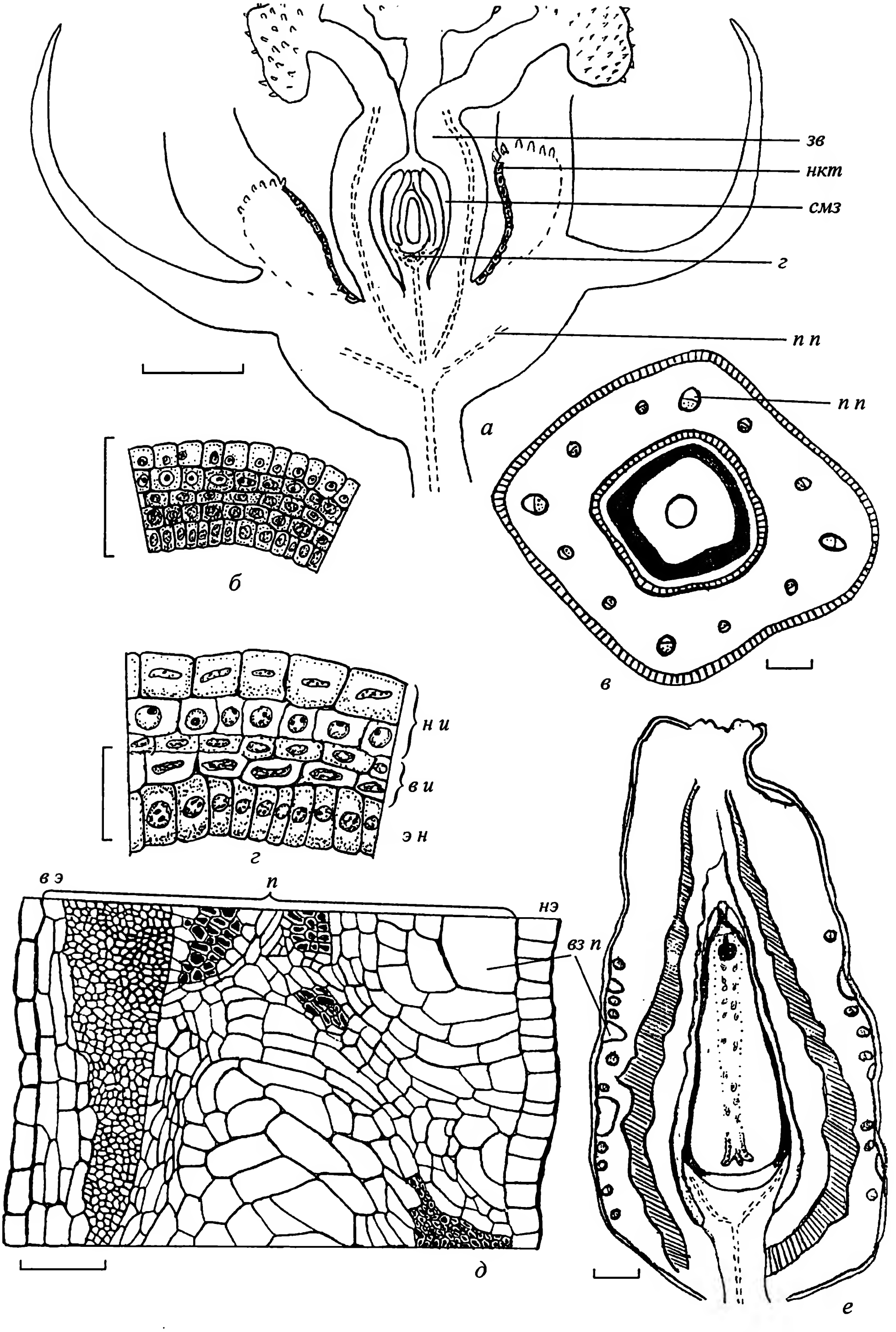


Рис. 1. Строение цветка, интегументов и стенки завязи *Calligonum junceum* на стадии зрелого семязачатка.

а, д, е — продольный, *б—г* — поперечные срезы. *в и* — внутренний интегумент, *вз п* — воздухоносная полость, *в э* — внутренняя эпидерма, *в п с з* — внутренняя паренхима стенки завязи, *г* — гипостаза, *зв* — завязь, *н и* — наружный интегумент, *нк* — нектарник, *н п с з* — наружная паренхима стенки завязи, *н э* — наружная эпидерма, *п п* — проводящий пучок, *смз* — семязачаток, *э н* — эпидерма нуцеллуса. Масштабные линейки, мкм: *а, е* — 5000; *б—д* — 50.

оплодотворением, образуя одно крупное ядро центральной клетки, расположенное непосредственно под яйцевым аппаратом. 3 антипода находятся в узкой части зародышевого мешка и располагаются Т-образно, реже линейно.

В утренние часы первого дня цветения в протерандричных цветках происходит растрескивание пыльников. На второй день цветения, при опустевших пыльниках, наблюдаются дифференциация рыльца, прорастание на его поверхности пыльцевых зерен, внедрение пыльцевых трубок в ткань столбика и процесс двойного оплодотворения по премитотическому типу. Пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок порогамно. Отмечены случаи проникновения дополнительных пыльцевых трубок и их вскрывания даже на начальных стадиях развития проэмбрио. При этом обнаружено 2 пары дополнительных спермиев в микропилярной зоне зародышевого мешка.

Деление зиготы отмечено через 5—6 ч после прорастания пыльцы на рыльце. Деление ядра первичной клетки эндосперма опережает деление ядра зиготы. Эндосперм нуклеарного типа. Развитие зародыша идет по Asterad-типу; 5—6-клеточный подвесок формируется из базальной клетки.

После оплодотворения начинаются резкие изменения структуры стенки завязи (табл. I, *б*, *г*). Клетки наружной и внутренней эпидермы увеличиваются в размерах, слой кутикулы утолщается. За счет деления клеток число слоев наружной паренхимы увеличивается до 5—6, при этом клетки становятся более крупными и рыхло расположенными по сравнению с клетками внутренней паренхимы. Отмечено начало образования воздухоносных полостей под эпидермой. Дорсальные проводящие пучки укрупняются, при этом с каждой стороны дифференцируются по 2 мелких вентральных пучка. В формирующейся семенной кожуре оба слоя наружного интегумента укрупняются, а внутреннего — уплощаются. К внутреннему интегументу плотно прилегает эпидермальный слой нуцеллуса, клетки которого сохраняют крупное ядро и плотную цитоплазму.

2) Глобулярный зародыш (рис. 2, *а*—*г*; табл. II). Плод увеличивается почти в 3 раза по сравнению с завязью и приобретает удлиненно-яйцевидную форму. Полость между растущим семенем и плодом несколько расширяется.

На стадии раннего глобулярного зародыша (через сутки после оплодотворения) в перикарпии и спермодерме происходят существенные изменения. В перикарпии выделяются однорядная эпидерма (будущий экзокарпий), мезокарпий, дифференцированный на 3 топографические зоны (наружную паренхиму, проводящую систему и механическую ткань) и эндокарпий, состоящий из паренхимы и внутренней эпидермы (рис. 2, *г*). Клетки экзокарпия значительно увеличиваются, при этом их наружные и внутренние стенки утолщаются. Проводящая система мезокарпия состоит из 4 крупных дорсальных пучков (в наружной паренхиме) и нескольких мелких (в области механической ткани). Крупные дорсальные пучки разветвляются на более мелкие (табл. II, *г*). Между крупными дорсальными проводящими пучками наблюдается отслоение клеток экзокарпия с образованием в наружных паренхимных слоях воздухоносных полостей. Паренхима эндокарпия представлена 5—6 рядами более мелких клеток. Связь ее с внутренней эпидермой сохраняется. В механической ткани происходит четкое разделение волокон, ориентированных в продольном и поперечном направлениях. На этой стадии семя в сечении имеет округлую форму. Клетки эпидермы нуцеллуса увеличиваются в размерах (рис. 2, *в*). Их однослойность нарушается за счет периклинальных делений отдельных клеток (табл. II, *ж*). Зародыш многоклеточный, округлый, небольшой. Отмечена дегенерация антипод. Эндосперм ядерный, заполняет в основном микропилярную и незначительно халазальную части зародышевого мешка (табл. II, *а*).

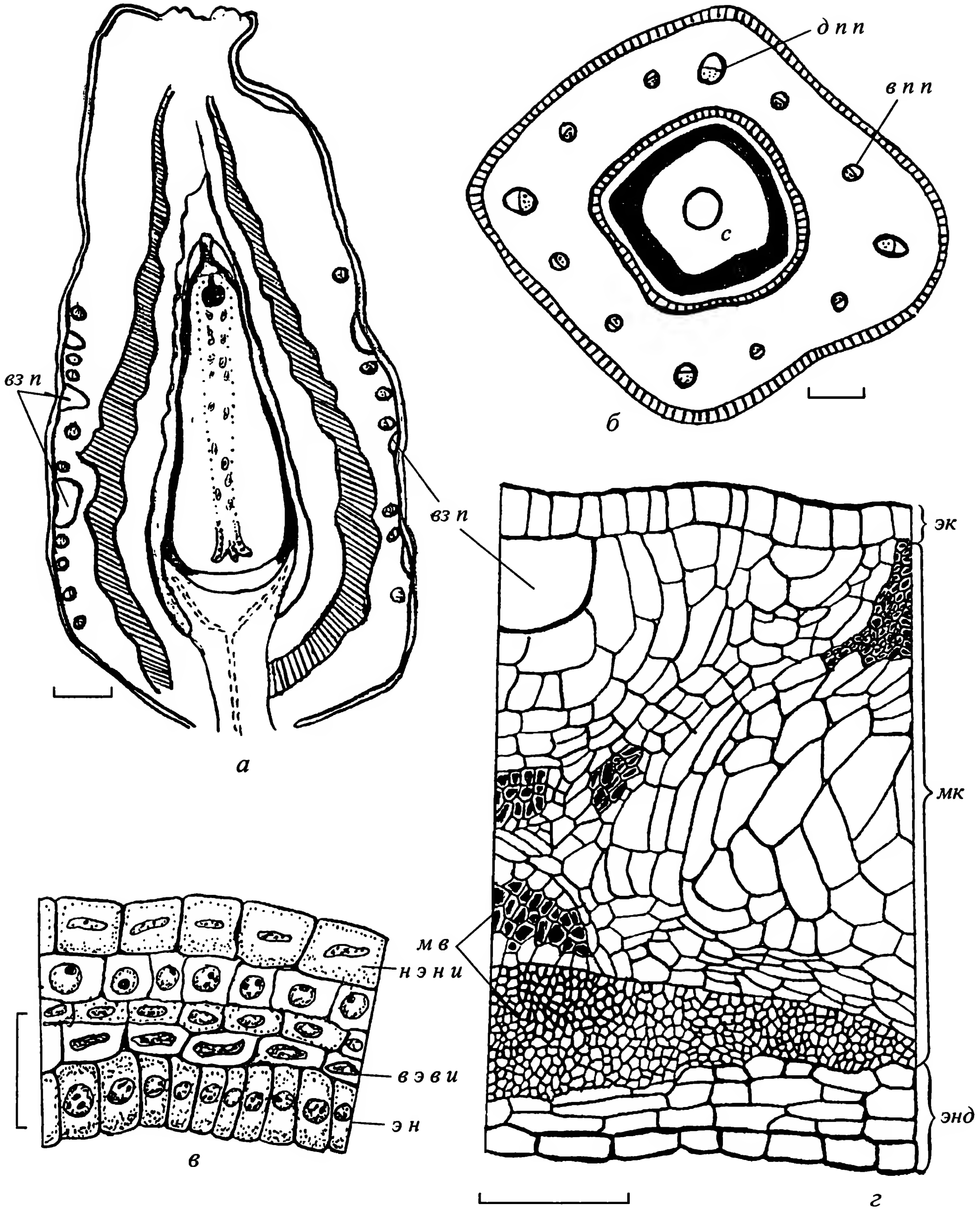


Рис. 2. Строение завязи, интегументов и формирующегося перикарпия *Calligonum junceum* на стадии раннего глобулярного зародыша.

а — продольный, *б*—*г* — поперечные срезы. *в п п* — вентральный проводящий пучок, *в э в и* — внутренняя эпидерма внутреннего интегумента, *д п п* — дорсальный проводящий пучок, *м в* — механические волокна, *мк* — мезокарпий, *н э н и* — наружная эпидерма наружного интегумента, *с* — семя, *эк* — экзокарпий, *энд* — эндокарпий. Остальные обозначения те же, что на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: *а*, *б* — 1000; *в* — 50; *г* — 100.

На стадии позднего глобулярного зародыша (через 2—3 дня после оплодотворения) в результате увеличения в наружной паренхиме числа межклетников и их разрастания воздухоносные полости под экзокарпием становятся крупнее (рис. 3, *а*, *б*; табл. II, *а*, *б*). В клетках внутренней паренхимы начинаются деструктивные изменения их стенок, которые сминаются и рвутся. Полость плода, ранее округлая на поперечных срезах, становится 4-угольной. Семя приобретает 4-лопастную форму, а зародыш увеличивается в размере и становится сердцевидным. Ценоцитная фаза эндосперма после накопления большого числа свободных ядер сменяется клеточной. Клеткообразование начинается с микропилярного конца, при этом халазальная часть остается свободноядерной и образует пальцеобразные выросты, функционирующие как гаусторий. В спермодерме наблюдается уплощение обоих слоев внутреннего интегумента (табл. II, *е*, *ж*).

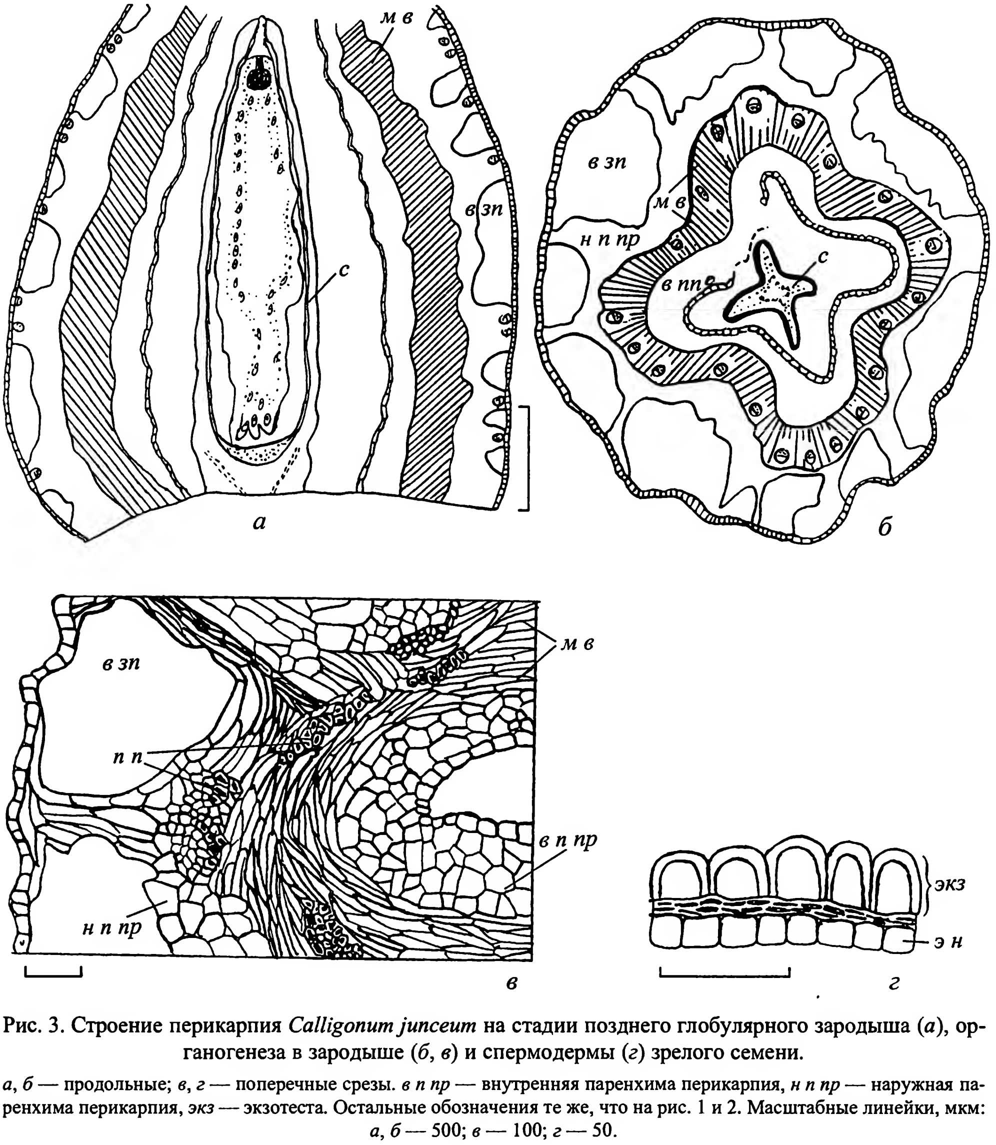


Рис. 3. Строение перикарпия *Calligonum junceum* на стадии позднего глобулярного зародыша (*а*), органогенеза в зародыше (*б*, *в*) и спермодермы (*г*) зрелого семени.

а, *б* — продольные; *в*, *г* — поперечные срезы. *в п пр* — внутренняя паренхима перикарпия, *н п пр* — наружная паренхима перикарпия, *экз* — экзотеста. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2. Масштабные линейки, мкм: *а*, *б* — 500; *в* — 100; *г* — 50.

3) Органогенез зародыша (рис. 3, *б*, *в*; табл. III). На 7-й день после цветения в зародыше, который располагается в микропилярной зоне семени, наблюдается начало дифференциации на семядоли и осевую часть. Внутренняя организация плода резко изменяется на 4-дольчатую за счет неравномерного развития и изгибов продольных механических волокон. Наружный слой перикарпия представлен однорядным экзокарпием. Под ним в радиальном направлении расположены узкие перегородки, состоящие из проводящих пучков, образованных путем разветвления крупных дорсальных, и сопровождающие их 2—3 ряда клеток продольно ориентированных волокон мезокарпия. Между перегородками расположены большие воздухоносные полости. Начинается частичное разрушение клеток внутренней паренхимы. Лопасти семени строго ориентированы во внутренние изгибы перикарпия, не срастаясь с ним.

Спермодерма становится 3-слойной (табл. III, *б*). Клетки экзотесты крупные, на поперечном срезе квадратные, второй слой тесты выделяется более мелкими размерами уплощенных клеток. Клетки экзотегмена облитерируются; клетки эндотегмена сильно уплощаются. Клетки эпидермы нуцеллуса с утолщенными стенками приобретают радиально удлиненную форму, тесно прилегая к спермодерме. Слой становится палисадоподобным.

Образовавшийся клеточный эндосперм массивный, в его периферической зоне начинаются периклинальные митотические деления, приводящие к образованию двурядного алейронового слоя, при этом ядра в клетках сохраняются (табл. III, *в*). Во внутренних клетках эндосперма накапливается крахмал (табл. III, *г*). Функционирование периферического слоя эндосперма как меристематического отмечено и у ряда видов рода *Polygonum*. При этом E. Woodcoch (1914) у *P. persicaria* описал внутренние крахмалоносные клетки эндосперма как многоядерные с большими ядрышками, а B. Neubauer (1971) у *P. pensylvanicum* — как двуядерные.

4) Зрелый плод (рис. 4; табл. IV). На этой стадии плод 8—10 мм дл. и 6—8 мм шир., широкояйцевидной формы с суженой верхушкой, покрыт тонкой, едва выраженной 4-бороздчатой пленкой (однорядный экзокарпий). Верхушка плода приподнята в виде усеченного конуса с отверстием посередине (табл. IV, *а*). Под неровной поверхностью пленки густо расположены 2—4-вильчато расходящиеся выросты (рис. 4, *а*; табл. IV, *б*). Поверхность экзокарпия блестящая, золотисто-песочного цвета. Под этим слоем окраска плода темно-коричневая за счет пигментации 1—2 слоев паренхимы, прилегающей к механическим волокнам (рис. 4, *б*). Перикарпий зрелого плода состоит из однорядного экзокарпия, многослойного мезокарпия, в состав которого входят остатки разрушенных клеток наружной паренхимы и проводящих пучков, а также механическая ткань. В мезокарпии воздухоносные полости занимают значительный объем и разделены перегородками. Механическая ткань состоит из различно ориентированных волокон: мелких изодиаметрических с групповым расположением между крупными проводящими пучками и тангенциально вытянутых по всему периметру плода. Продольные волокна механической ткани изгибаются и заполняют межлопастные пространства вместе с группами мелких изодиаметрических клеток склеренхимы. В эндокарпии лишь местами сохраняются клетки 1—2 слоев паренхимы и тонкостенной внутренней эпидермы (рис. 4, *а*, *в*; табл. IV, *в*, *г*). Такая сложная конфигурация механической ткани на зрелой стадии создает впечатление 4-гнездности плода.

Тонкая спермодерма состоит из крупноклеточной экзотесты и двух рядов очень сжатых слоев мелких клеток. От нуцеллуса остается однорядная эпидерма в виде кубических клеток (рис. 3, *г*).

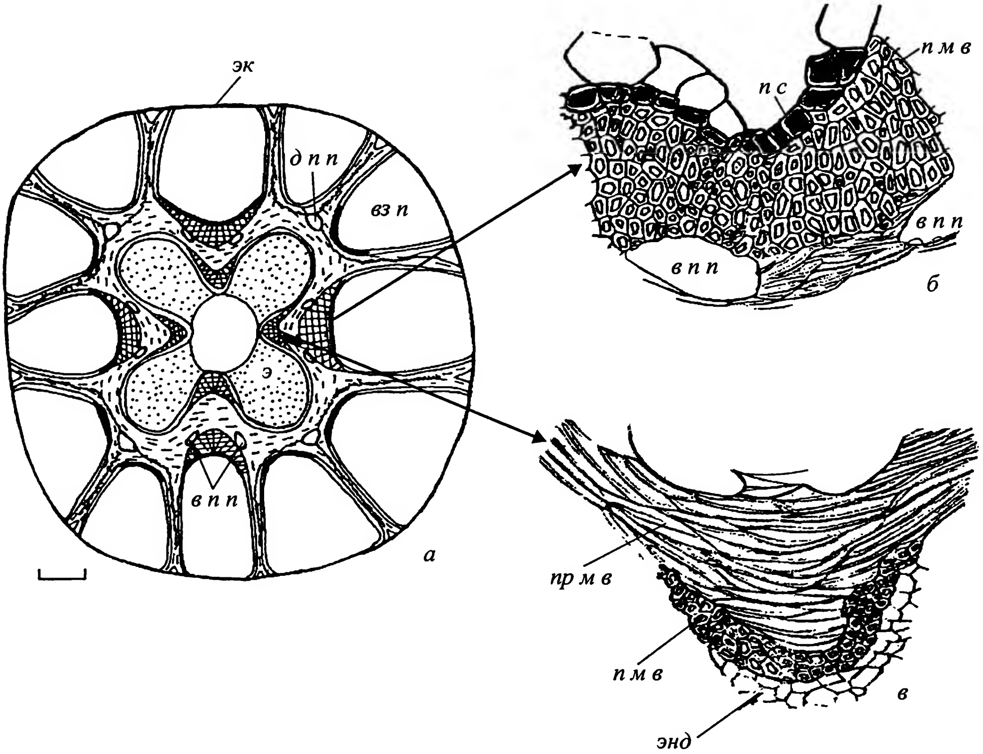


Рис. 4. Строение зрелого плода *Calligonum junceum*.

Схема поперечного среза (*а*), фрагменты перикарпия (*б*, *в*). *п с* — пигментный слой, *п м в* — поперечные механические волокна, *пр м в* — продольные механические волокна, э — эндосперм. Масштабные линейки, мкм: *а* — 500; *б*, *в* — 100.

Зародыш прямой, дифференцированный на семядоли, гипокотиль и радикулу, занимает всю центральную часть плода. Эндосперм 4-дольчатый, многоклеточный (табл. IV, *д*).

Мезофилл семядолей не дифференцирован (клетки изодиаметрические), имеется хорошо развитая система прокамбия (табл. IV, *д*). Гипокотиль стеблевого типа (табл. IV, *е*). Радикула с относительно крупным центральным цилиндром, в котором отмечена дифференциация протоксилемных элементов.

Обсуждение

У исследованного нами вида *C. junceum* быстрые темпы развития плода и семени обусловлены рядом особенностей процесса оплодотворения, а также эндоспермо- и эмбриогенеза, носящих адаптивный характер. Это происходит в короткий промежуток времени между опылением и оплодотворением, делением ядер зиготы и первичной клетки эндосперма. Образуются халазальные эндоспермальные выросты, примыкающие к гипостазе и облегчающие приток питательных веществ к быстро развивающемуся зародышу.

Структура перикарпия *C. junceum* не характерна для такого типа плода, как ягода. Сочный околоплодник ягоды, состоящий в плоде этого типа из однородных клеток, не образует склеренхимный эндокарпий (Вихирева, 1952). Одним из основных признаков перикарпия плода *C. junceum* является наличие толстого внутреннего слоя мезокарпия из различно ориентированных механических волокон, перикарпий у этого вида не жесткий, легко сжимающийся из-за частичной лигнификации поперечно ориентированных волокон. Такая структура перикарпия позволяет отнести плод *C. junceum* к семянковидным. Способ диссеминации для ягодовидных плодов — зоохория, тогда как у *C. junceum*, по Левиной (1987), — явно выраженная анемогеохория. Такие выявленные структурные особенности плода *C. junceum*, как сильно развитая аэренхима и обтекаемая поверхность, облегчают вес и уменьшают трение о почву, а легкость и подвижность способствуют быстрому передвижению на открытых пространствах пустыни. Основные преобразования происходят, таким образом, в перикарпии, которому отводится главная роль по защите зародыша и распространению семян.

В работах, выполненных ранее на 8 видах рода *Calligonum* (Matyunina, 1992; Aschurmetov et al., 2000), было выявлено значительное сходство эмбриологических признаков, характерных также и для всего сем. *Polygonaceae* (Солнцева, 1983). Это ортотропный, крассинуцеллятный, битегмальный семязачаток с микропиле, образованном внутренним интегументом; зародышевый мешок Polygonum-типа, развивающийся из халазальной мегаспоры; синергиды с нитчатым аппаратом; эфемерные антиподы, дегенерирующие на начальных стадиях развития зародыша и эндосперма; нуклеарный эндосперм и развитие зародыша по Asterad-типу; дифференцированный зародыш и наличие эндосперма в зрелом семени. У *C. junceum* был выделен ряд примитивных признаков: аномоцитный тип устьиц на листочках околоцветника, несросшиеся в столбик стилодии, близкий к ячеистому тип скульптуры экзины (Тарасевич, Абдуллаева, 1993; Абдуллаева, 2000).

Сравнение структуры зрелого плода *C. junceum* из секции *Calliphysa* с видами из других секций (Матюнина, Жапакова, 2002) показывает, что все они имеют ключевые однотипные признаки перикарпия (одинаковое топографическое расположение паренхимных тканей и механических волокон в мезокарпии) и спермодермы, состоящей из однорядной экзотесты и 2 рядов сильно сжатых клеток.

Общность эмбриологических процессов *C. junceum* с таковыми у других представителей рода *Calligonum*, а также сходство в структуре перикарпия и спермодермы убеждает в единстве происхождения этих видов, в отличие от мнения Базилевской (1955) и Халкузиева (1985, 1990).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. «Плод». Л., 1986. С. 5—19.

Абдуллаева А. Т. Морфология цветка и биология цветения некоторых видов рода *Calligonum* L.: Автореф. дис. … канд. биол. наук, Ташкент, 2000. 26 с.

Ашурметов О. А., Матюнина Т. Е., Жапакова У. Н., Абдуллаева А. Т. Адаптация репродуктивных органов кандымов к экстремальным условиям пустынь // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 2003. № 1. С. 17—22.

Базилевская Н. А. Род *Calligonum* и направление эволюции его видов // Тр. Репетекс. песч.-пустын. станции АН Туркм. ССР. 1955. Т. 3. С. 204—220.

Быков Б. П. О происхождении песчаной растительности Средней Азии и Казахстана // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад, 1968. С. 15.

Батыгина Т. Б. Семя и семенное размножение // Эмбриология цветковых растений. СПб., 2000. Т. 3. С. 246—247.

Вихирева В. В. Морфолого-анатомическое строение плодов крушиновых // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Сер. VII. Л., 1952. Вып. 3. С. 241—292.

Гранитов И. И. Растительный покров Юго-Западного Кызылкума. Ташкент, 1964. 335 с.

Дробов В. П. Род *Calligonum* L. // Флора Узбекистана. Ташкент, 1953. С. 127—172.

Закиров К. З., Парпиев Ю. П. К эволюции рода кандым (*Calligonum* L.) // Узбек. биол. журн. 1971. № 3. С. 34—38.

Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.

Матюнина Т. Е., Жапакова У. Н. Формирование покровов плода и семени у видов рода *Calligonum* L. // Тр. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 163.

Набиев М. М. Род *Calligonum* L. // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1971. Т. 2. С. 182—211.

Павлов Н. П. Род *Calligonum* L. — кандым // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. V. С. 527—594.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.

Солнцева М. П. Семейство *Polygonaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых. Л., 1983. Т. 2. С. 52—58.

Тарасевич В. Ф., Абдуллаева А. Т. Морфология пыльцы видов рода *Calligonum* (*Polygonaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 111—117.

Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.

Турсунов Ж., Матюнина Т. Е. Оценка эмбриологических признаков видов рода *Calligonum* L. (*Polygonaceae*) // Матер. VIII совещ. по филоген. раст. М., 1991. С. 355—356.

Федотова Т. А. Семейство *Polygonaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1991. Т. 3. С. 83—94.

Халкузиев П. *Calligonaceae* Chalkyziev — новое семейство Сахаро-Гобийской пустынной области // Докл. Ан УзССР. 1985. № 11. С. 45—46.

Халкузиев П. О родственных связях некоторых семейств растений пустынных областей. Ташкент, 1990. 126 с.

Ashurmetov O. A., Matyunina T. E., Abdullaeva A. T. Flowering peculiarities of the *Calligonum* species of Kyzylkum // Plant life in south-west and Central Asia. Vth Int. Symp. Tashkent, 2000. P. 119—121.

Matyunina T. E. Embryology of the genus *Calligonum* L. (*Polygonaceae*) // Proc. XI Int. Symp. «Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992. P. 355—356.

Neubauer B. F. The development of the achene of *Polygonum pensylvanicum*: embryo, endosperm and pericarp // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. N 7. P. 655—664.

Nikiticheva L. I. Dynamics of seed structure development in angiosperms // Proc. XI Int. Symp. « Embryology and seed reproduction». St. Petersburg, 1992. P. 401—402.

Woodcoch E. F. Observations on the development and germination of the seed in certain *Polygonaceae* // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1. P. 454—476.

SUMMARY

Correlations between development of the pericarp and the seed coat of *Calligonum junceum* in the context of embryological process were studied. Considerable structural changes of ovary wall at the stage of globular embryo were found. The formation of the ovary wall is completed at the stage of embryo organogenesis, simultaneously with that of 3-layer seed coat and 4-lobed cellular endosperm. On the basis of the analysis of the pericarp and seed coat formation, the *Calligonum junceum* fruit is assigned to the achene-like type.

УДК 582.948 Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© О. Д. Никифорова

ОСОБЕННОСТИ УЛЬТРАСКУЛЬПТУРЫ ПОВЕРХНОСТИ ЭРЕМОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *MYOSOTIS*, *TRIGONOTIS* И *TRIGONOCARYUM* (*BORAGINACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA. ULTRASCULPTURAL FEATURES OF EREM SURFACE IN THE REPRESENTATIVES OF THE GENERA *MYOSOTIS*, *TRIGONOTIS* AND *TRIGONOCARYUM* (*BORAGINACEAE*)

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (3832)30-19-86
E-mail: root@botgard.nsk.su

Поступила 14.04.2005
Окончательный вариант получен 11.08.2005

С помощью сканирующего электронного микроскопа исследована ультраскульптура поверхности эремов у 12 видов рода *Myosotis* (секции *Myosotis*, *Sylvaticae*, *Alpestres*, *Discolores*), 3 видов рода *Trigonotis* и монотипного рода *Trigonocaryum* (сем. *Boraginaceae*). У видов родов *Myosotis* и *Trigonocaryum* поверхность эремов гладкая и блестящая, экзокарпий состоит из полигональных в плане клеток или клеток неправильной формы; ультраскульптура сетчато-ячеистая или не выражена. У видов рода *Trigonotis* поверхность иначе скульптурирована и морфологически видоспецифична; для нее характерны либо бугорки, либо шипики и волоски.

Ключевые слова: *Boraginaceae*, эремы, ультраскульптура.

В систематике растений эффективность использования признаков скульптуры поверхности плодов не оспаривается ни зарубежными, ни отечественными ботаниками. Так, исследования поверхности эремов (односеменных опадающих долей плода) у представителей некоторых родов сем. *Lamiaceae* Lindl. (Буданцев, 1993а, б; Крестовская, Васильева, 1998), *Boraginaceae* Juss. (Овчинникова, 2000) и плодов сем. *Primulaceae* L. (Ковтонюк, 1999), показали диагностическую ценность признака ультраскульптуры поверхности для таксономии родов и триб.

Сведения о скульптуре поверхности эремов в сем. *Boraginaceae*, за исключением рода *Craniospermum* Lehm. (Овчинникова, 2000), отсутствуют. Поэтому предпринято исследование для выявления значимости данного признака для систематики родов трибы *Myosotideae* Reichenb. С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) нами изучена ультраскульптура поверхности эремов 12 видов из 4 секций рода *Myosotis* L. (по системе Никифоровой, 2001) и 2 родственных ему родов *Trigonotis* Stev. и *Trigonocaryum* Trautv.

Материал и методика

Отобранные из гербарных коллекций Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK) полнозрелые эремы фотографировали с помощью светового микроскопа Axiolab A с видеокамерой и программным обеспечением Axiovision 3.1. Поверхность эремов со спинной стороны просматривали в средней части на СЭМ марки JSM-35. Эремы крепили клеем «Момент» на металлический столик, который помещали в установку JFC-1100 для ионного распыления и напыления эремов золотом слоем 20—30 нм в течение 30—40 мин. Съемку проводили на узкую мелкозернистую пленку при увеличении в 300 и 600 раз. Для описания особенностей поверхности эремов была использована терминология, предложенная W. Stearn (1983), а позднее отечественными ботаниками (Буданцев, 1993а) при описании поверхности эремов рода *Nepeta* L. (сем. *Lamiaceae*), у которого морфология плодов близка к таковой у некоторых родов сем. *Boraginaceae.*

Результаты исследования

Myosotis L.

Эремы у *Myosotis* 1.2—1.8(2.2) мм дл., гладкие, блестящие, темно-коричневые, прямые, в очертании овальные, либо эллиптические, со слегка вытянутой верхушкой, с узким окаймлением по краю, в сечении плоско-трехгранные из-за выраженного брюшного киля, спинная сторона широкая округлая; перикарпий тонкий, хрупкий, кожистый; к гинобазису (карпобазису) прикрепляется с помощью ареолы.

Приведем описание поверхности эремов исследованных нами видов.

Sect. *Myosotis*

1. *M. palustris* L. Ультраскульптура эремов сетчато-ячеистая; клетки экзокарпия крупные, полигональные, изодиаметрические. Антиклинальные стенки (АС) клеток утолщенные, слегка выступают; наружные периклинальные стенки (НПС) в разной степени вдавленные, гладкие. У исследованных образцов размер клеток и степень утолщения их стенок различны. Более крупные клетки отмечены у эремов из Томской обл. У образцов из Хакасии полигональные клетки меньших размеров, а их АС более утолщенные (табл. I, *1—3*).

Исследованные образцы: Томская обл., Александровкий р-н, пос. Ларино, у ручья. 7 VII 1985. С. Васильев; Хакассия, Усть-Абаканский р-н, с. Трояково. VIII 1967. И. Нейфельд, Г. Власова.

2. *M. caespitosa* C. F. Schultz. Ультраскульптура эремов сетчато-ячеистая, сходна с таковой у *M. palustris* (табл. I, *4*, *5*).

Исследованный образец: Алтай, Баевский р-н, с. Н. Чуманке. 9 VIII 1994. А. Куминова, Е. Вандакурова.

Sect. *Sylvaticae* (Tzvel.) O. Nikiforova

3. *M. sylvatica* Ehrh. ex Hoffm. На поверхности эремов едва различимы полигональные клетки с сильно утолщенными и выпуклыми АС и вдавленными НПС; ультраскульптура сглаженно-сетчато-ячеистая (табл. I, *6*, *7*).

Исследованный образец: Закарпатская обл., Украина.

Исследованный образец: Западный Саян, верховья Карасум. 16 VIII 1968. И. Красноборов, В. Ханминчун.

4. *M. austrobaicalensis* O. Nikiforova. Поверхность эремов неясно скульптурированная, клетки экзокарпия вытянутые, длинные, неправильной формы, АС которых извилисты и вдавлены. НПС слабо выпуклые, гладкие (табл. I, *8*, *9*).

Исследованный образец: южное побережье оз. Байкал, станция Утулик. 8 VII 1984. А. Киселева, Н. Власова.

5. *M. sajanensis* O. Nikiforova. Ультраскульптура сетчато-ячеистая, клетки экзокарпия крупные, полигональные, разных размеров. АС равномерно утолщенные, выпуклые, а НПС сильно вдавлены, гладкие (табл. I, *10*, *11*).

Исследованный образец: южное побережье Байкала, р. Переемная, окр. станции Танхой. 7 VII 1973. А. Киселева, К. Матвеев.

6. *M. krylovii* Serg. Ультраскульптура сетчато-ячеистая, клетки экзокарпия крупные, полигональные, толщина их варьирует. АС и НПС вогнутые и гладкие (табл. I, *12*).

7. *M. pseudovariabilis* M. Pop. Ультраскульптура сетчато-ячеистая, образована крупными изодиаметрическими клетками неправильной формы. АС равномерно утолщенные, выступают, слегка извилистые, а НПС вдавлены, гладкие (табл. II, *1*, *2*).

Исследованный образец: Путорана, оз. Хантайское. 20 VII 1969. А. Киселева.

8. *M. sachalinensis* M. Pop. Поверхность неясно скульптурированная, клетки экзокарпия полигональные, вытянутые, разных размеров. АС в разной степени утолщенные, выступают, образуют длинные тяжи, направленные вдоль поверхности эремов. НПС гладкие и вдавленные (табл. II, *3*, *4*).

Исследованный образец: о-в Сахалин, перевал через Сунайский хр. 5 VII 1953. Майорова, М. Козлова, В. Никифорова.

9. *M. arvensis* (L.) Hill. Ультраскульптура сетчатая, образована полигональными клетками ромбовидной формы, АС которых вдавлены. НПС выпуклые, гладкие. Рельеф поверхности из разных географических точек не имеет существенных различий (табл. II, *5*, *6*).

Исследованные образы: г. Новосибирск, окр. Академгородка, влажный солнечный пригорок. 20.07.1998. О. Никифорова; Рязанская обл., Зарайский у[езд] 21 VI 1899. Г. Петунников.

Sect. *Alpestres* (T. N. Pop.) O. Nikiforova

10. *M. asiatica* (Vestergren) Serg. et Schischk. Поверхность неясно скульптурированная, клетки экзокарпия полигональные, вытянутые вдоль эрема, неясной формы, АС неравномерно утолщенные, выпуклые. НПС вдавленные и гладкие (табл. II, *7*, *8*).

Исследованный образец: Путорана, оз. Дарима. 17 VIII 1975. Н. Водопьянова, В. Парыгин.

11. *M. austrosibirica* O. Nikiforova. Ультраскульптура сетчато-ячеистая, клетки экзокарпия изодиаметрические и крупные. АС вдавленные, прямые. НПС гладкие, большей частью слегка вогнутые (табл. II, *9*, *10*).

Исследованный образец: Восточный Саян, р. Сигач. 7 VIII 1962. Л. Малышев.

Sect. *Discolores* O. Nikoforova

12. *M. stricta* Link ex Roem. et Schult. Ультраскульптура сетчатая, клетки экзокарпия неправильной формы с извилистыми и вдавленными АС. НПС гладкие и слабо выпуклые (табл. II, *11*, *12*).

Исследованный образец: Алтай, Змеиногорский р-н, д. Савушка. 26 VI 1983. Н. Фризен, В. Зуев.

Trigonotis Stev.

Эремы с брюшной стороны тетраэдрические, со спинной — яйцевидные, около 2.0 мм дл., по краям узкоребристые, гладкие, голые или опушенные, спинная площадка яйцевидная; перикарпий тонкий, хрупкий, кожистый; к гинобазису прикрепляется с помощью ножки.

1. *T. radicans* (Turcz.) Stev. Ультраскульптура эремов шиповатая, они несут редкие, длинные, в основании утолщенные волоски. Шипики на верхушке шиловидные, расположены почти параллельными рядами. Между ними поверхность слабо ячеистая. Клетки экзокарпия неясной формы с утолщенными АС (табл. III, *1*, *4*).

Исследованный образец: Амурская обл., Сковородинский р-н, пос. Игнашино. 22 VI 1978. В. Старченко.

2. *T. myosotidea* (Maxim.) Maxim. Ультраскульптура зернистая, без волосков. Бугорки округлые, короткие, расположены нечеткими параллельными рядами. Между бугорками поверхность неясно ячеистая (табл. III, *2*, *5*).

Исследованный образец: Нижний Амур, с. Бичи. 24 VI 1984. Ван.

3. *T. peduncularis* (Trev.) Benth. ex Baker et S. Moore. Ультраскульптура шиповатая; эремы несут редко расположенные тонкие длинные волоски. Шипики на верхушке тонко-шиловидные, расположены почти параллельными рядами. Поверхность между шипиками почти гладкая, рельеф просматривается слабо (табл. III, *3*, *6*).

Исследованный образец: Приморский край, Шкотовский р-н, с. Анисимовка. 17 VI 1976. В. Старченко.

Trigonocaryum Trautv.

Эремы прямые, узкоэллиптические, с тупой верхушкой, 2.0—2.5 мм дл., гладкие, голые, темно-коричневые, в сечении трехгранные, с округлой спинкой и нечетким брюшным килем; перикарпий тонкий, хрупкий, кожистый; к гинобазису прикрепляется с помощью беловатого придатка — карункулы.

T. involucratum (Stev.) Kusn. Даже при сравнительно небольшом увеличении просматривается сетчато-ячеистая ультраскульптура поверхности эремов. При большем увеличении хорошо видно, что клетки экзокарпия полигональные изодиаметрические, с сильно утолщенными и выпуклыми АС и вогнутыми гладкими НПС (табл. III, *7—10*).

Исследованный образец: Дагестан, Самурский р-н. 9 VII 1911. Н. Кузнецов, Попов.

Заключение

Гладкая и блестящая поверхность эремов у *Myosotis* — довольно редкий признак в сем. *Boraginaceae*, который свойствен только части родов трибы *Lithospermeae* DC. и видам трибы *Myosotideae*. Чаще на поверхности эремов встречаются разного рода скульптурные образования в форме шипиков, гребневидных выростов, якорных бугорков и т. п. В то же время гладкая поверхность эремов у представителей рода *Lithospermum* L. резко отлична от поверхности эремов в роде *Myosotis*. У первого она светло-матово-зеленая, перикарпий толстостенный, твердый (как камень). В роде *Myosotis* и в целом у всей трибы *Myosotideae* эремы темные, стенки плода тонкие, хрупкие (Никифорова, 2002). Анализ микроморфологии поверхности эремов видов рода *Myosotis* показывает следующее: гладкая, почти полированная поверхность эремов при увеличении в 600 раз оказалась различным образом скульптурированной. Ультраскульптура эремов большей частью сетчато-ячеистая, реже — неясно скульптурированная, образована полигональными изодиаметрическими в плане клетками или клетками неправильной формы с извилистыми АС. В разной степени утолщенные АС и НПС выступают или вдавлены. Ультраскульптура эремов *M. stricta* (секция *Discolores*) отличается от таковой у видов из других изученных секций амебовидной формой клеток. Выявлено, что скульптура поверхности эремов видов рода *Trigonotis* характеризуется наличием бугорков, шипиков и волосков на поверхности и существенно отличается от таковой видов рода *Myosotis*. У 3 обитающих в России видов *Trigonotis* расположение шипиков и бугорков, а также их форма видоспецифичны.

Некоторые исследователи (Керимов, Аскерова, 2005) выделяют *Trigonocaryum involucratum* в особую монотипную трибу *Trigonocaryeae* Kerimov. По нашему мнению, морфологические признаки цветка (скрученный в почкосложении), форма пыльцевых зерен, эремов и их анатомические особенности, а также изученная ультраскульптура эремов, указывают на родственные связи данного вида с родами трибы *Myosotideae*. У *T. involucratum* ультраскульптура эремов сетчато-ячеистая, как у большинства исследованных видов рода *Myosotis*, но в отличие от последнего клетки экзокарпия значительно крупнее, а их АС сильно утолщенные и НПС вдавленные.

Благодарности

Выражаю благодарность А. А. Красникову (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН) и С. В. Летову (Институт геологии, геофизики и минерального сырья СО РАН) за помощь в работе.

Исследования выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-48493).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993а. Т. 78. № 4. С. 80—87.

Буданцев А. Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов некоторых родов трибы *Nepeteae* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993б. Т. 78. № 5. С. 100—108.

Керимов В. Н., Аскерова Р. К. О систематическом положении родов *Trigonocaryum* и *Suchtelenia* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 264—267.

Ковтонюк Н. К. Признаки скульптуры поверхности семян в систематике рода *Primula* (*Primulaceae*) на примере сибирских видов // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 41—46.

Крестовская Т. В., Васильева И. М. Морфология плодов видов *Betonica* и *Stachys* (секции *Eriostachys, Calostachys, Stachyotypus* (*Lamiaceae*)) и ее значение для систематики // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 11. С. 1—12.

Никифорова О. Д. Система рода *Myosotis* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 12. С. 77—86.

Никифорова О. Д. К систематике подтрибы *Myosotidinae* трибы *Myosoticleae* (*Boraginaceae*) // Флора и растительность Алтая: Тр. Южно-Сибирского бот. сада. Барнаул, 2002. Т. 6. Вып. 1. С. 27—31.

Овчинникова С. В. Система рода *Craniospermum* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 12. С. 77—87.

Stearn W. T. Botanical Latin. London, 1983. 566 p.

SUMMARY

The ultrastructure of erem (part of fruit) surface was studied in some genera of the tribe *Myosotideae* Reichenb. of the family *Boraginaceae* (*Myosotis* L. — 12 species; *Trigonotis* Stev. — 3 species; monotypic genus *Trigonocaryum* Trautv.). The erem surface of the *Myosotis* and *Trigonocaryum* species is reticulate-areolate. Erem surface in the genus *Trigonotis* is sculptured with tubercles of a species-specific shape, with awl-shaped tips.

УДК (561.623.2 + 561.625.2 + 561.632.2 + 561.635.1 + 561.937) : 551.781.43(574.42) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© **А. Л. Аверьянова**

ДОПОЛНЕНИЕ К ПОЗДНЕЭОЦЕНОВОЙ ФЛОРЕ АККЕЗЕНИ (СЕВЕРО-ВОСТОЧНЫЙ КАЗАХСТАН)

A. L. AVERYANOVA. ADDITION TO THE UPPER EOCENE FLORA OF THE AKKEZEN' (NORTH-EASTERN KAZAKHSTAN)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: binadmin@OK3277.spb.edu
Поступила 09.11.2005

Дано описание и изображение нового вида из сем. *Apocynaceae* — *Apocynophyllum borissovii*, а также видов *Dryophyllum curticellense* и *D. kryshtofovichii* (*Fagaceae*), *Myrica lignitum* (*Myricaceae*), *Populus kiinkerischiensis* (*Salicaceae*) и *Ulmus schischkinii* (*Ulmaceae*) из флоры Аккезени Зайсанской впадины (Северо-Восточный Казахстан). *Myrica acuminata* исключена из флоры Аккезени.

Ключевые слова: *Apocynophyllum*, *Dryophyllum*, *Myrica*, *Populus*, *Ulmus*, эоцен, Казахстан, Зайсанская впадина, палеоботаника.

Флора Аккезени является одной из локальных флор позднего эоцена Зайсанской впадины в Северо-Восточном Казахстане, из которых монографически обработана только флора Киин-Кериша — флора «Василенко», или «столика» (название флоры по И. А. Ильинской: Ископаемые..., 2005 : 156). Первые сведения о флоре Аккезени опубликованы в работе Б. А. Борисова (1963). Результаты ее последующего изучения содержатся в работах Ильинской (1966, 1984, 1986, 1989) и А. Л. Аверьяновой (2004, 2005). В настоящей работе даны результаты монографической обработки еще 6 видов, описания которых даны ниже, в том числе нового вида *Apocynophyllum borissovii* Iljinskaja et Averyanova, близкого к китайской субтропической *Thevetia peruviana* (Pers.) K. Schum. На основе проведенного исследования из списка флоры Аккезени (Ильинская, 1986 : 94) исключена *Myrica acuminata* Ung.; отпечатки, первоначально отнесенные к этому виду, переопределены как *M. lignitum* (Ung.) Saporta.

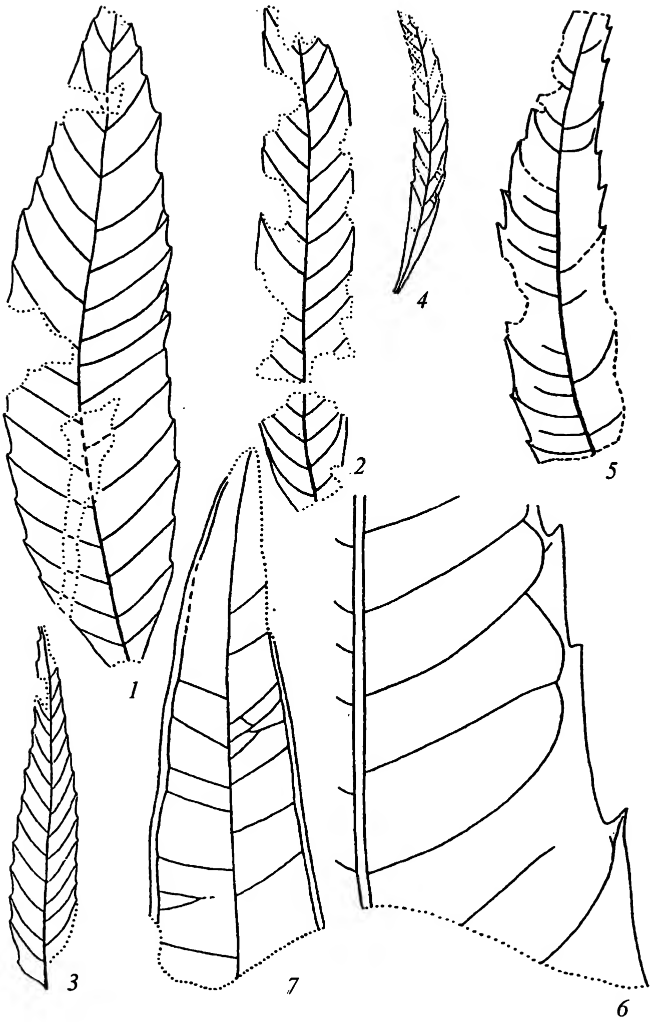
Сем. *Fagaceae*

Dryophyllum curticellense (Watel.) Sap. et Marion
Табл. I, *1—7*, рисунок, *1—4*

D. curticellense (Watel.) Saporta et Marion, Essai sur l'état da la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden, 1873 : 42, tab. I, fig. 5, tab. V, fig. 1, 2; Ильинская, 1957, Сб. памяти А. Н. Криштофовича : 236, табл. I, фиг. 1—6, табл. 2, фиг. 4, 6, рис. 1, 2; Ильинская, 1982, Иск. цв. 2 : 78, табл. 38, фиг. 2, табл. 41, фиг. 3—7, рис. 61; Ильинская, 1986, Пробл. палеобот.: 94. — *Myrica curticellense* Watelet, 1866, Descript. pl. foss. Bass. Paris. Paris : 127, tab. 34, fig. 1—3.

Лектотип: отпечаток листа, палеоцен, Курселле (Франция); Watelet 1866, l. c., p. 127, tab. 34, fig. 1 (правый лист), sub nom. *Myrica curticellense.*

Листья 6—14 см дл. и 0.6—3.3 см шир., цельные, от линейных (табл. I, *1*, *6*, рисунок, *2*, *4*) до линейно-ланцетных (табл. I, *2*, *4*; рисунок, *1*, *3*), слегка или заметно дуговидно изогнутые (табл. I, *1*, *4*; рисунок, *1*, *4*), с параллельными краями на значительной части листовой пластинки. Основание клиновидное (табл. I, *4*; рисунок,



Отпечатки листьев ископаемых растений *Dryophyllum curticellense* (*1—4*) (рис. И. А. Ильинской), *Myrica lignitum* (*5*, *6*) и *Apocynophyllum borissovii* (*7*), верхний эоцен, Аккезень, кол. 985.

1 — отп. 65А, *2* — отп. 64, *3* — отп. 67, *4* — отп. 70, *5* — отп. 77, *6* — отп. 59, ×4, *7* — отп. 78, дорисованный по противоотп. 78А.

1) или узкоклиновидное (табл. I, *6*; рисунок, *4*, отп. 71). Верхушка острая, сохранилась без кончика (табл. I, *2*, *4*; рисунок, *1*, *3*). Зубцы в количестве 2—3 на 1 см, острые, вверх направленные, иногда ступенчатые. Выемки угловатые, со сторонами, образующими острый, реже прямой угол; край листа между зубцами прямой или иногда слегка выпуклый. Главная жилка 0.6—0.8 мм толщ., на крупном листе (табл. I, *4*) к верхушке истончается примерно в 2 раза, на остальных экземплярах толщина ее остается по всей длине более или менее одинаковой. Вторичные жилки в числе около 20 пар (сохранилось 15—16 пар) на крупных листьях (рисунок, *1*) и до 14—15 пар (сохранилось 10) на отп. 70 (рисунок, *4*), отходят через интервал 5—9 мм на отп. 65А и 3—6 мм на более мелких листьях, под углом 30—60°, слегка (табл. I, *5*) или заметно дуговидно изогнуты (табл. I, *3*); они в 5—6 раз тоньше главной, почти не истончаются и не изменяют своего направления по направлению к краю, у входа в зубец вильчато ветвятся. Третичные жилки тонкие, почти паутиновидные, прямые, проходят более или менее перпендикулярно, реже слегка косо ко вторичным (табл. I, *5*). Черешок, сохранившегося на отпечатке 61 небольшого листа, около 0.6 см толщ., в основании равный главной жилке.

Исследованные экземпляры: кол. 985, отп. 61, 62, 63, 64, 65А с противоотпечатками 65 и 66, 67, 69, 70, 71.

Наибольшее сходство по форме края пластинки между зубцами листья из Аккезени проявляют с отпечатками листьев из позднего эоцена Киин-Кериша (Ильинская, 1957), отличаясь от них более мелкими размерами и зубцами, сходными с таковыми у типового материала из верхнего палеоцена Франции (Watelet, 1866). Размеры и форма листовой пластинки у некрупных почти линейных листьев (табл. I, *1*, *2*, отп. 63, 71) очень сходны с таковыми голотипа, в то время как крупный лист (табл. I, *4*) приближается к отпечаткам листа из Киин-Кериша. Большое сходство исследуемого материала по размерам и форме листьев наблюдается с отпечатками из палеоцена Мена (Laurent, 1912, Pl. 9, fig. 2—5), из которого известны как небольшие узкие листья, сходные с отп. 70, так и более крупные, близкие к самому большому из исследованных листьев (табл. I, *4*), а также промежуточные формы, сопоставимые с отп. 64.

Авторы видов *Dryophyllum dewalquei* Sap. et Marion и *D. curticellense* (Saporta, Marion, 1873) сближали их с видами *Quercus*. L. Laurent (1912) рассмотрел их сходство с *Castanea*, но пришел к выводу, что современные роды не содержат форм, идентичных *Dryophyllum*. В настоящее время (Jones, Dilcher, 1988) род *Dryophyllum* относится к подсем. *Castaneoideae* и поставлен в основание его филогенетического древа.

Сравнение с изображениями в работе A. Camus (1929) показало сходство *D. curticellense* по форме листовой пластинки с современными представителями *Castanopsis* и в меньшей степени с *Castanea*. Большинство видов *Castanopsis* характеризуются овальными или широколанцетными цельнокрайными листьями; несколько реже только верхняя половина листа зубчатая. Лишь часть представителей рода имеют почти целиком зубчатый край листа, при этом зубцы располагаются реже, чем у *Dryophyllum*. Основание листа чаще ширококлиновидное, либо округлое. Следует заметить, что среди представителей современного рода не было выявлено ни одного вида с узколанцетными и тем более линейными листьями. Сходство с ископаемым видом обнаруживает *Castanea sativa* Mill. var. *heterophylla* Elwest et Henry, листья которого широко варьируют от широколанцетной до линейной формы (Camus, 1929).

Ископаемый материал мы детально сравнили с видами *Castanopsis indica* DC. и *Castanea crenata* Siebold et Zucc., распространенными в Китае, из коллекции Гербария БИН (LE).

Форма листьев *Castanopsis indica* от широкоовальной до широколанцетной (табл. II, *1*, *2*), основание листовой пластинки округлое либо ширококлиновидное, реже клиновидное, верхушка более или менее постепенно заостряющаяся; листья крупнее, чем у *D. curticellense,* самый крупный лист последнего (табл. I, *4*) по размеру приближается к небольшим листьям *C. indica*. Зубцы *C. indica* более редкие, могут быть как с округлой, так и с острой выемкой, при этом в первом случае зубцы широкие, во втором они лишь немногим шире входящей в них жилки. Эту особенность можно отметить и в работе Camus (1929). Край между зубцами чаще выемчатый или выемчато-выпуклый, иногда почти прямой. Главная и вторичные жилки одинаково заметны у современного и ископаемого видов. Третичные жилки, как и у *Dryophyllum*, прямые, отходящие перпендикулярно ко вторичным, но более заметные (табл. II, *2*).

Castanea crenata характеризуется зубчатыми широколанцетными или продолговато-овальными, реже обратно-ланцетными листьями. Основание обычно асимметричное сердцевидное, иногда округлое либо ширококлиновидное, в отличие от такового у *Dryophyllum*, для которого характерно более или менее узкоклиновидное основание. Верхушка постепенно сужающаяся. Листья крупнее, чем у *D. curticellense*. Зубцы более редкие и крупные, с оттянутым вверх кончиком, иногда клювовидно загнутым. Апикальная сторона зубца чаще редуцирована, чего не отмечено у *D. curticellense*, иногда вторичная жилка входит в зубец на равном расстоянии от апикальной и базальной сторон. Выемка острая, часто почти прямоугольная, реже округлая. Край между зубцами выемчатый или прямой, иногда округло-выемчатый. Главная и вторичные жилки одинаково заметны и у *C. crenata*, и у *D. curticellense*. Третичные жилки у современного вида, отходят перпендикулярно вторичным, далее разветвляются и анастомозируют в отличие от *Dryophyllum*.

Из ископаемых видов к *Dryophyllum curticellense* очень близок встречающийся совместно с ним *D. dewalquei*. Нам не удалось выявить достаточно четких границ между этими двумя видами, кроме разницы в форме и размерах листовой пластинки, которые, скорее всего, могут варьировать даже в пределах одного растения. Laurent (1912) также допускал принадлежность обоих типов листьев к одному виду. Для решения этого вопроса необходимо повторное детальное изучение типового материала. К сожалению, данные по микроморфологии исследуемых видов отсутствуют; в исследовании, посвященном анатомии рода *Dryophyllum* (Kvaček, Walther, 1989), эти виды не рассматриваются.

В Зайсанской впадине *D. curticellense* известен из следующих местонахождений: палеоцен, Чакельмес; ранний эоцен, Керши; средний эоцен, Калмакпай; поздний эоцен, Аккезень, Мурун-Тологой, Киин-Кериш — флоры «болотного носорога» и «Василенко», Кара-Бирюк (Ильинская, 1986) (местонахождения Киин-Кериш — флора «Василенко» и Кара-Бирюк в настоящее время датируются поздним эоценом). Вне впадины на территории бывшего СССР *D. curticellense* указывается (см. 2-й том Ископаемые цветковые растения, 1982) в среднем эоцене Украины, позднем эоцене Казахстана и раннем олигоцене Азербайджана. После публикации тома вид был найден Г. С. Аваковым (1989) в среднем-позднем эоцене Грузии. За пределами бывшего Советского Союза *D. curticellense* часто встречается в позднем палеоцене и раннем эоцене Западной Европы (Mai, 1995). Под названием *D. dewalquei*, являющемся, возможно, синонимом *D. curticellense*, находки *Dryophyllum* обнаружены во впадине в палеоцене Чакельмеса и позднем эоцене Кара-Бирюка, а за пределами впадины — в Павлодарском Прииртышье в позднем эоцене Карасора и в среднем эоцене Правобережья Украины.

Dryophyllum kryshtofovichii Iljinskaja
Табл. I, *8*, *9*

D. kryshtofovichii Iljinskaja, 1957, Сб. памяти А. Н. Криштофовича : 244, табл. II, фиг. 1—3, 5, 7; рис. 4; 1982, Иск. цв. 2 : 79, табл. 41, фиг. 8—11; рис. 62.

Голотип: отпечаток листа, верхи верхнего эоцена, Киин-Кериш (флора «Василенко»), Казахстан, кол. 449, отп. 2-а [БИН]; Ильинская 1957, l. с. стр. 244, табл. II, фиг. 3; рис. 4, *1*, *2*.

Единственный представленный в коллекции лист (табл. I, *8*, *9*) линейный, около 13 см дл. (сохранилось 2.8 см) и 1 см шир. Основание и верхушка не сохранились. На отпечатке зубцы начинаются от нижних вторичных жилок в количестве

2—3 на 1 см, острые, отогнутые. Выемки более или менее прямоугольные. Край пластинки между зубцами вогнутый. Главная жилка 0.6 мм толщ. Вторичные жилки в 4 и более раз тоньше главной, отходят от нее через интервал 4—5 мм под углом 40—50°, слегка дуговидно изгибаются, в краевой части отгибаясь кнаружи, и оканчиваются в верхушках зубчиков, предварительно вильчато разветвляясь (табл. I, *9*). По сравнению с типовым материалом из верхнего эоцена горы Киин-Кериш отпечаток из Аккезени мельче, у вторичных жилок менее выражена отогнутость в краевой части.

Исследованные экземпляры: кол. 985, отп. 72 с противоотпечатком 72А.

Вид известен только из Зайсанской впадины (Казахстан), из местонахождений: палеоцен, Чакельмес; поздний эоцен, Аккезень, Мурун-Тологой, Киин-Кериш, Кара-Бирюк (Ильинская, 1986).

Сем. *Myricaceae*

Myrica lignitum (Ung.) Sap. s. l.

Табл. III, *1—5*; рисунок, *5*, *6*

Myrica lignitum (Ung.) Saporta, Études sur la végétation du Sud-Est de la France à l'époque tertiaire, Part II, 3, p. 102, non pl. V, fig. 10. — *M.* cf. *lignitum* (Ung.) Sap., Ильинская, 1963, Палеоботаника, вып. IV : 167, табл. 8, фиг. 8, 9; рис. 8. — *Quercus lignitum* Ung., 1847, Chloris protogaea : 113, tab. XXXI, fig. 5—7.

Лектотип: отпечатки листьев из среднего миоцена — гельвета Паршлуга (Австрия); Ung., 1847, l. c., p. 113, tab. XXXI, fig. 5 sub nom. *Quercus lignitum* Ung.

Листья 11.5 и более см дл. (сохранилось до 8 см), 1.9—2.3 см шир. линейные или линейно-ланцетные (табл. III, *1*; рисунок, *5*), иногда дуговидно изогнутые (рисунок, *5*; *2*, *3*; табл. III, *3*), постепенно сужающиеся к верхушке. Основание клиновидное. Край зубчатый; зубцы острые, в количестве 2—3 на 2 см, вверх направленные, со сторонами, образующими острый угол (табл. III, *2*, *5*). Выемки угловатые, со сторонами, образующими острый, реже прямой угол; край листа между зубцами прямой, либо слегка выпуклый или вогнутый. Главная жилка до 0.7 мм толщ., несколько истончается к верхушке. Вторичные жилки тонкие, прямые или слегка дуговидные, отходят от главной под углом 50—65° через интервал 5—9 мм, и, истончаясь до паутиновидных краспедодромных, заканчиваются в зубцах, либо жилкование семикраспедодромное. Вставочные жилки по толщине почти равные или несколько тоньше вторичных, от основания прямые, около или выше середины дугообразно загибаются, соединяясь с вышележащей вторичной жилкой (табл. III, *2*; рисунок, *6*). Местами сохранились частые третичные жилки, отходящие косо или перпендикулярно главной жилке, образующие сеть из ячеек 4—5 угольных, либо неправильной формы (табл. III, *4*).

Исследованные экземпляры: кол. 985, отп. 57, 58, 59, 60, 77.

На основании проведенного исследования мы относим к этому виду отпечатки 57, 58, 59 и 60 (табл. III, *1*, *2*; рисунок, *6*), первоначально определенные И. А. Ильинской как *Myrica acuminata* Ung. (Ильинская, 1986, с. 94).

Наиболее полно сохранившийся лист (табл. III, *3*; рисунок, *5*) отличается от типа дуговидной изогнутостью пластинки и по этому признаку сходен с отпечатками того же вида из Киин-Кериша (Ильинская, 1963), которые характеризуются меньшей шириной листа, более крупными зубцами и заметными вторичными жилками.

От листьев *M. lignitum* из Паршлуга — locus classicus этого вида, изображенных в работе A. Schenk (1890 : 457, fig. 274), исследуемые листья отличаются более крупным размером, отсутствием дуговидной изогнутости и меньшим количеством выпуклых участков края листа между зубцами.

И. А. Ильинская (1963) отмечает сходство *M. lignitum* с современной *M. conifera* Burm. из Восточной Африки (Ильинская, 1963, табл. 8, фиг. 10), а также в меньшей степени с африканской *M. natalensis* C. DC., мексиканской *M. mexicana* Willd. и североамериканскими *M. pensylvanica* Loist. и *M. cerifera* L. Последние виды изображены в работе M. Chourey (1974, Pl. 32, 33).

В Зайсанской впадине *M. lignitum* s. l. установлена также из горы Киин-Кериш: флора «Василенко» и флора «болотного носорога» (поздний эоцен), и флора «кораблика» (ранний олигоцен).

Вне впадины из эоцена бывшего СССР вид описан и изображен из среднего—позднего эоцена Грузии: Ахалцихе (Аваков, 1989, табл. 6, фиг. 4, 4а) и позднего эоцена Павлодарского Прииртышья Казахстана : Карасор (Макулбеков, 1972 : 71, табл. 4, фиг. 2; табл. VI, фиг. 4; табл. VIII, фиг. 5; табл. XXXV, фиг. 2). Эти находки сходны с отпечатками из Аккезени по размерам и форме листьев и отличаются только не столь заметно выраженной изогнутостью листовой пластинки, и, в случае отпечатков из Ахалцихе, более частыми зубцами.

M. lignitum также описана и изображена из многих местонахождений, датированных поздним олигоценом, средним — поздним миоценом и ранним плиоценом бывшего Советского Союза.

Сем. *Salicaceae*

Populus kiinkerischiensis Akhmet.

Табл. II, *4*, *5*

Populus kiinkerischiensis Akhmetiev, 2005, Иск. цв. 4, с. 93, табл. 37, фиг. 7—11.

Голотип: отпечаток наружной поверхности коробочки, средний эоцен, саргамысская св., г. Киин-Кериш — флора шатровая (Казахстан), обр. 52, кол. 3448 [ГИН], Ахметьев, 2005, l. c., табл. 37, фиг. 7—9.

Коробочка полураскрывшаяся, 4-створчатая. Наиболее полно сохранившаяся створка 11 мм дл. и 4 мм шир., продолговато-яйцевидная, спаена с соседней на 1/5 дл. Основание створки округлое. Верхушки створок острые, слегка оттянутые. Посередине створки проходит продольный киль около 0.3 мм толщ. Плодоножка 2 мм толщ. в основании коробочки, более 4 мм дл.

Крупный размер коробочки характерен для *Populus kiinkerischiensis* Akhmet., описанного из среднего эоцена г. Киин-Кериш — флора шатровая. От голотипа этого вида коробочка из Аккезени отличается оттянутой верхушкой створок, однако М. А. Ахметьев отмечает, что верхушки у *P. kiinkerischiensis* иногда несколько оттянуты, кроме того, на отпечатке из Аккезени не просматривается окаймление края створки.

Описанный из позднего олигоцена Ашутаса вид *P. parajarmolenkoi* Iljinskaja et Pneva отличается более мелкими коробочками.

По крупному размеру коробочки и окаймлению ее края *P. kiinkerischiensis* сходен с современным *P. talassica* Kom., распространенным в Горной Средней Азии и Афганистане (Ильинская, 2003). В «locus classicus» *P. kiinkerischiensis* обнаружены остатки листьев *P. kryshtofovichii* Iljinskaja, обнаруживающего сходство с листьями также *P. talassica* (Ископаемые..., 4: 93, табл. 37, фиг. 12—13). Возможно, остатки коробочек принадлежат вместе с остатками листьев к одному виду *P. kryshtofovichii*, обнаруженному во всех остальных позднеэоценовых флорах Зайсанской впадины.

Вид известен только из Зайсанской впадины (Казахстан) из местонахождений: средний эоцен, саргамысская св., г. Киин-Кериш — флора «шатровая» и верхний эоцен, кызылкаинская св., Аккезень.

Сем. *Ulmaceae*

Ulmus schischkinii Iljinskaja
Табл. III, *6*; IV, *1—4*

U. schischkinii Iljinskaja 1989, Вопр. палеофлористики и стратиграфии: 49, табл. I, фиг. 1—8; табл. 2, фиг. 5—9; рис. 1; Ильинская, 1986, Пробл. палеобот.: 92 *nom. nud.* — cf. *Cupanites formosus* Berry, Ильинская, 1963, Тр. БИН АН СССР, сер. 8, вып. 4; 183, табл. 3, фиг. 8; Ильинская, 1984, Ежегод. Всесоюз. палеонтол. об-ва, т. 19: 248, табл. I, фиг. 1; рис. 1, *4*.

Голотип: отпечаток листа 44а с противоотп. 54, кол. 998Б, верхний эоцен, Киин-Кериш, флора «болотного носорога», Зайсанская впадина, Казахстан [БИН]; Ильинская, 1989, l.: стр. 49, табл. I, *1—4*; рис. 1, *1*.

Листья 3.8—6.5 см дл. и 2.5—4 см шир. яйцевидные (табл. III, *6*, отп. 51) до широкояйцевидных (табл. IV, *1*, отп. 49). Основание асимметричное, на одной стороне округлое, а на другой клиновидное (табл. III, *6*), или почти симметричное, округлое (табл. IV, *1*). Верхушка (сохранилась без самого кончика на отп. 50, табл. IV, *4*) острая, постепенно сужающаяся или оттянутая в узкий кончик. Край зубчатый, зубцы острые, мелкие, в количестве 5—6 на 1 см. Главная жилка прямая, до 1 мм толщ., к верхушке несколько истончается. Вторичные жилки тоньше главной в 4—6, реже в 3 раза, отходят через интервал 3—5 мм (реже до 2 или 7 мм) под углом 50—65°, у основания до 75°, в первой трети или половине обычно прямые, примерно в 1 см от края разветвляются в верхней трети или четверти, редко с половины, и заканчиваются в зубцах (табл. IV, *2*). Третичные жилки отходят под острым углом вниз от вторичных, а вверх под прямым, в середине интервала коленчато соединяются, реже они прямые, проходящие более или менее перпендикулярно вторичным (табл. IV, *3*). Черешок 6—7 мм дл., около 1.3 мм толщ., прямой.

Исследованные экземпляры: 2, 49 с противоотпечатком 49А, 50, 51, 52 с противоотпечатком 52А, 53, 55 с противоотпечатком 55А, 56.

От близкого ископаемого вида *Ulmus furcinervis* (Borsuk) Ablajev, описанного из раннего палеоцена — дания Соболевки (Дальний Восток) и обнаруженного также в дании Приамурья (Камаева, 1990) и Камчатки (Челебаева, 1997), отличается более мелкими размерами (в среднем в 1.5 раза) и иным характером зубчатости; если у *U. furcinervis* зубцы различны по размерам, те из них, в которые заходят вторичные жилки, заметно крупнее тех, в которых оканчиваются их ответвления (Аблаев, 1974, рис. 23), то для листьев *U. schischkinii* характерна равнозубчатость. Очень сходный с исследованным вид *U. krilionensis* Kodrul описан из среднего эоцена Красноярки (Южный Сахалин), отличающийся более быстро сужающейся верхушкой (Кодрул, 1999 : 109, табл. XXXVI, фиг. 6; табл. XLII, фиг. 2; рис. 28, *5*).

Вид проявляет сходство с современными *U. lanceifolia* Roxb. ex Wall. (табл. IV, *5*, *6*) и *U. parvifolia* Jacq. (табл. V, *1*, *2*), что отмечала еще И. А. Ильинская

(1989). По таким признакам, как мелкие, частые, острые, равные по размеру зубцы, чаще оттянутый кончик и интенсивное ветвление вторичных жилок у края листа, *U. schischkinii* приближается к первому из перечисленных, отличаясь от него отсутствием зигзагообразных вставочных жилок в интервалах между вторичными; с *U. parvifolia* его объединяет соотношение толщины главной и вторичных жилок, а также частое расположение последних и характер третичного жилкования; отличает же *U. parvifolia* от исследуемого нередкое присутствие среди крупных широких обычно притупленных зубцов более мелких. Форма листьев обоих современных видов варьирует от ланцетной и обратноланцетной до яйцевидной, но сходные с *U. schischkinii* встречаются чаще у *U. parvifolia*.

U. lanceifolia — характерный элемент первого яруса тропических лесов Юго-Восточной Азии, произрастает на высоте (100)1000—2700 м над ур. м. (Федоров, 1958); распространен в Юго-Западном Китае, п-ове Индокитай, о-ве Суматра, Северо-Восточной Индии, на востоке Непала и Пакистана. *U. parvifolia* обычен на высотах 200—400 м; он распространен в Восточном и Центральном Китае, Корее, островах Японии (Кюсю и Хонсю) (Грудзинская, 1980).

U. schischkinii характерен для эоценовой флоры Зайсанской впадины, в которой он установлен в 5 местонахождениях: средний эоцен, Калмакпай; поздний эоцен, Аккезень, Горное, Киин-Кериш, Кара-Бирюк; известен также из раннего олигоцена Киин-Кериша — флора «кораблика» (Ильинская, 1986).

Сем. *Apocynaceae*

Apocynophyllum borissovii Iljinskaja et Averyanova sp. nov.

Табл. V, *3—6*; рисунок, *7*

Leaf simple, lamina linear. Apex acuminate, slightly curved, gradually narrowing into long tip. Leaf margin entire. Midvein almost not thinning to apex, straight, in the upper part slightly arcuated. Secondaries thin, alternate or approximate in pairs, straight or slightly arcuated, run from primary vein at an angle of 65—85° in one side and 50—70° in another, connecting with marginal vein. Intercostal veins are unusual.

Holotype: leaf impression, specimen 78, collection 985, Upper Eocene, Akkezen' River, North-Eastern Kazakhstan, [BIN], plate IV, *4*.

Лист простой, пластинка линейная (сохранилась ее верхняя часть 4.9 см дл. и 1.6 см. шир.) (табл. V, *3, 4*). Верхушка острая, несколько изогнутая, постепенно сужающаяся в узкий длинный кончик, конец которого не сохранился. Край цельный. Главная жилка около 0.3 мм толщ., к верхушке почти не истончающаяся, прямая, в верхней части слегка дуговидная. Вторичные жилки тонкие, очередные или почти супротивные, прямые либо слегка дуговидно изогнутые, отходят от нее через интервал 2—5 мм под углом 65—85° на одной стороне и 50—70° на другой и соединяются с жилкой, проходящей параллельно краю листа на расстоянии 0.9—0.3 мм от него; краевая жилка на одной стороне почти прямая, на другой слабоволнистая (табл. V, *5, 6*; рисунок, *7*). В одном интервале имеется короткая вставочная жилка, анастомозирующая с ответвлением от вторичной жилки.

Голотип: отпечаток листа 78, кол. 985, верхний эоцен, р. Аккезень, Северо-Восточный Казахстан, [БИН], табл. IV, *4*.

Исследованные экземпляры: кол. 985, отп. 78 с противоотпечатком 78А.

Вид назван в честь геолога Б. А. Борисова.

В диагнозе рода *Apocynophyllum* Ung. (Schimper, 1872) указаны частые вторичные жилки и камптодромный тип жилкования, что не характерно для нашего вида. Однако в описаниях некоторых видов отмечается наличие краевой жилки. Из этих видов наибольшим сходством с *A. borissovii* обладает *A. helveticum* Heer из олигоцена Калининградского п-ова (Heer, 1869, Taf. VIII, 10—15; Буданцев, Свешникова, 1964), для листьев которого характерна краевая жилка, которая может быть почти прямой, как у описываемого вида. Отличается *A. helveticum* от нашего вида более частыми вторичными жилками и вставочными жилками, присутствующими почти во всех интервалах и доходящими до краевой жилки.

Apocynophyllum borissovii чрезвычайно близок к *Andromeda kuschkensis* Vassilevsk., описанной из эоцена Туркмении (г. Монах), от которой отличается меньшей выраженностью краевой жилки и несколько меньшим углом отхождения вторичных жилок, а также более постепенно сужающейся верхушкой листа. Э. В. Романова (1972 : 900) перевела *Andromeda kuschkensis* в род *Apocynophyllum*. Однако публикация комбинации была неэффективной, так как не был приведен базионим. В настоящей статье Э. В. Романова публикует эту новую комбинацию:

Apocynophyllum kuschkensis (Vassilevsk.) Romanova comb. nov. = *Andromeda kuschkensis* Vassilevsk., Василевская, 1957, В кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича, с. 165, табл. VII, *1*—*5*; рис. 24.

И. А. Ильинская (1986) опубликовала находку в Аккезени под названием *Apocynophyllum kuschkensis* (Vassilevsk.) Romanova, не отметив, что эта комбинация не была обнародована. Романова (1972) привела *A. kuschkensis* из палеоцена Киин-Кериша без изображения и описания, поэтому без повторного исследования этого образца нельзя сказать, был в палеоцене Зайсанской впадины *A. kuschkensis* или *A. borissovii*.

Наибольшее сходство с *A. borissovii* из современных видов проявляет *Thevetia peruviana* (Pers.) K. Schum. из сем. *Apocynaceae* (табл. V, *7*, *8*), распространенная в субтропиках Китая — Юннани и на о-ве Хайнань. Последняя отличается от ископаемого вида узколинейной формой листьев, ширина которых не более 1.1 см, и меньшим углом отхождения вторичных жилок, но сходна с *A. borissovii* по характеру жилкования. Краевая жилка характерна для листьев еще ряда представителей *Apocynaceae*, таких как *Alyxia, Alstonia, Hunteria, Rauwolfia* и др., однако листовая пластинка у них имеет иную форму.

Краевая жилка присутствует также у листьев родов *Periploca* и *Eucalyptus*, однако у них вторичные жилки гораздо более частые, чем у нашего вида, а вставочные жилки по толщине почти равны вторичным и обычно доходят до краевой жилки.

Во флоре Аккезени обильны остатки видов *Dryophyllum curticellense* и *Myrica lignitum* s. l., характерных для эоцена Зайсанской впадины и для области распространения гелиндено-полтавской флоры в целом. Остальные рассмотренные виды уникальны для Зайсанской впадины. *Ulmus schischkinii*, обильный во флоре Аккезени, и *Dryophyllum kryshtofovichii* типичны для эоценовых флор впадины, а *Populus kiinkerischiensis* отмечен, кроме изученной флоры, в среднем эоцене Киин-Кериша. Впервые обнаружен эндемик Аккезени *Apocynophyllum borissovii*, входящий в субтропический элемент флоры; он добавляется к двум ранее описанным из этого же местонахождения субтропическим видам *Excentrodendron akkesenicum* Iljinskaja et Averyanova и *Dimocarpus zaisanicum* Iljinskaja et Averyanova (Аверьянова, 2005).

Благодарности

Работа выполнена под руководством И. А. Ильинской, которой автор выражает огромную благодарность за внимание, ценные советы и помощь в подготовке этой статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Позднемеловая флора Восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. Новосибирск, 1974. 148 с.

Аваков Г. С. Эоценовая флора Ахалцихе. Тбилиси, 1989. 80 с.

Аверьянова А. Л. О *Lindera* (*Lauraceae*) и *Alangium* (*Alangiaceae*) в позднем эоцене Аккезени (Северо-восточный Казахстан) // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 6. С. 1000—1007.

Аверьянова А. Л. Первые находки в ископаемом состоянии листьев *Excentrodendron* (*Tiliaceae*) и *Dimocarpus* (*Sapindaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12 (в печати).

Борисов Б. А. Биостратиграфия континентальных палеогеновых отложений Зайсанской впадины // Тр. ВСЕГЕИ. Нов. сер. 1963. Т. 322. С. 89—98.

Буданцев Л. Ю., Свешникова И. Н. Третичная флора Калининградского полуострова. Ч. IV // Палеоботаника. 1964. Вып. V. С. 83—112.

Василевская Н. Д. Эоценовая флора Бадхыза в Туркмении // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., 1957. С. 103—175.

Грудзинская И. А. Семейство *Ulmaceae* Mirb. (систематика, география, вопросы органогенеза): Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1980. 423 с.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского района. Ч. 1. Род *Dryophyllum* Debey // Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л., 1957. С. 248—250.

Ильинская И. А. Ископаемая флора горы Киин-Кериш Зайсанского бассейна // Тр. БИН АН СССР. Палеоботаника. Сер. 8. 1963. Вып. 4. Ч. 2. С. 146—187.

Ильинская И. А. Новые виды эоценовой флоры из Зайсанской впадины // Палеонтол. журн. 1966. № 2. С. 109—116.

Ильинская И. А. Эоценовые флоры Зайсанской впадины (Восточный Казахстан) // Ежегодник Всесоюз. палеонтол. об-ва. Т. 27. Л., 1984. С. 247—257.

Ильинская И. А. Изменение флоры Зайсанской впадины с конца мела по миоцен // Проблемы палеоботаники. Л., 1986. С. 84—112.

Ильинская И. А. Проявление миграционных и эволюционных процессов в истории флоры кайнофита Зайсанской впадины // Проблемы палеоботаники. Л., 1989. С. 44—60.

Ильинская И. А. Геологическая история рода *Populus* (*Salicaceae*) на территории бывшего СССР // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 5. С. 23—37.

Ископаемые цветковые России и сопредельных государств. М., 2005. Т. 4. 466 с.

Ископаемые цветковые СССР. Т. 2. *Ulmaceae—Betulaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., 1982. 216 с.

Камаева А. М. Стратиграфия и флора пограничных отложений мела и палеогена Зейско-Буреинской впадины. Хабаровск, 1990. 66 с.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина // Тр. ГИН РАН. М., 1999. Вып. 519. 150 с.

Макулбеков Н. М. Эоценовая флора Северного Казахстана. Алма-Ата, 1972. 176 с.

Романова Э. И. Палеоценовая флора горы Киин-Кериш (Зайсанская впадина) // Докл. АН СССР. Сер. Геология. 1972. Т. 203. № 4. С. 900—902.

Федоров А. А. Влажнотропические леса Китая // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 10. С. 1385—1408.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки // Тр. ГИН РАН. Нижний палеоген Западной Камчатки. 1997. Вып. 488. С. 83—105.

Camus A. Châtaigniers. Monographie des genres *Castanea* et *Castanopsis*. Texte, Atlas. Paris, 1929. 604 p.

Chourey M. S. A study of the *Myricaceae* from Eocene sediments of southeastern North America // Palaeontographica. 1974. Bd 146. Abt. B. S. 88—153.

Heer O. Miocene baltische flora. Königsberg, 1869. 104 p.

Jones J. H., Dilcher D. L. A study of the «Dryophyllum» leaf forms from the Paleogene of south eastern North America // Palaeontographica, B. 1988. Vol. 208. P. 53—80.

Kvaček Z., Walther H. Paleobotanical studies in *Fagaceae* of the European Tertiary // Plant Syst. Evol. 1989. Vol. 162. N 1—4. P. 213—229.

Laurent L. Flore fossile des schistes de Menat // Ann. Mus. Hist. Natur. Marseille. Geologie. 1912. T. XIV. 246 p.

Mai D. H. Tertiare Vegetationsgeschichte Europas. Jena—Stuttgart—New York, 1995. 691 S.

Saporta G., Marion A. Essai sur l'état da la végétation à l'époque des marnes heersiennes de Gelinden. Bruxelles. 1873. T. XLI. 420 p.

Schimper W. P. Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif. Paris, 1872. T. 2. 968 p.

Schenk A. Handbuch der Palaeontologie. Abt. II. München, Leipzig, 1890. 958 S.

Unger F. Die fossile Flora von Sotzka. Wien, 1850. 67 p.

Watelet A. Description des plantes fossils du Bassin de Paris. Paris, 1866. 127 p.

SUMMARY

The new species *Apocynophyllum borissovii* (*Apocynaceae*) from the Upper Eocene of the Akkezen' River (North-Eastern Kazakhstan) is described. Its nearest modern relative is *Thevetia peruviana* from subtropical China. *Dryophyllum curticellense* and *D. kryshtofovichii* (*Fagaceae*), *Myrica lignitum* (*Myricaceae*), *Populus kiinkerischiensis* (*Salicaceae*) and *Ulmus schischkinii* (*Ulmaceae*) from the same flora are studied and compared with nearest modern relatives. *Myrica acuminata* is excluded from the Akkezen'flora.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 634.224 : 631.527.5

© Г. В. Еремин

PRUNUS ROSSICA (*ROSACEAE*) – НОВЫЙ ГИБРИДОГЕННЫЙ ВИД

G. V. EREMIN. *PRUNUS ROSSICA* (*ROSACEAE*), A NEW HYBRIDOGENOUS SPECIES

Крымская опытно-селекционная станция
Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова
353384 г. Крымск-4, Краснодарский край
Факс (86131) 5-15-88

Поступила 27.12.2004
Окончательный вариант получен 14.11.2005

Описан новый гибридогенный культигенный вид *Prunus rossica* — слива русская. Рассмотрены его отличия от родительских видов *P. cerasifera* и *P. salicina*, его распространение и производственное значение.

Ключевые слова: слива русская, новый вид, слива китайская, алыча, вид, гибридизация, сорта.

Число гибридогенных видов рода *Prunus* — сливы — в настоящее время должно быть пополнено еще одним видом — *Prunus rossica* Erem. — сливой русской. Этот вид возник в результате гибридизации двух диплоидных (2n = 16) видов сливы: алычи —*P. cerasifera* Ehrh. и сливы китайской — *P. salicina* Lindl.

Ареалы дикорастущих алычи и сливы китайской не совпадают. Хотя эти виды легко скрещиваются, спонтанных гибридов между ними в природе нет. Однако сорта этих видов широко использовались для интродукции во многие страны. Везде, где представители этих видов произрастали совместно, между ними в больших количествах возникали жизнеспособные и плодовитые гибриды.

Первоначально массовая гибридизация между этими видами имела, по-видимому место в античных государствах Передней и Средней Азии, куда из Китая по Великому шелковому пути наряду с персиком и абрикосом завозили и сливу китайскую. Персик и абрикос, не встретив здесь близкородственных видов, при семенном размножении сохранили свой видовой морфобиологический тип; у них возникли лишь новые подвиды. Но китайская слива в результате многократной повторной гибридизации с местным видом сливы—алычой не сохранилась как самостоятельный вид в культуре. Однако участие китайской сливы проявляется в отдельных признаках, не свойственных дикорастущей алыче, в частности у культигенного подвида алычи—алычи крупноплодной *P. cerasifera* subsp. *macrocarpa* Erem. et Garkov., а также разновидностей алычи: иранской — var. *iranica* (Koval.) Erem. et. Garkov., армянской — var. *nairica* (Koval.) Erem. et Garkov., грузинской — var. *georgica* (Erem.) Erem. et Garkov. (Еремин, 1985, 1989; Еремин, Гарковенко, 1989). Здесь в результате аллопатрической гибридизации имела место интрогрессия генетического материала от сливы китайской сортам алычи, но стабилизации гибридогенного вида не было.

Аналогичный процесс гибридизации местной алычи с сортами китайской сливы в Передней Азии и Закавказье происходил и в конце XIX—начале XX в.

при завозе сюда сортов «японских» слив. В Абхазии и Западной Грузии в садах у местного населения встречается много гибридов китайской сливы (преимущественно сорта Сатсума) с алычой, в частности краснолистной. Среди последних Л. Х. Хашба (1966) выделил краснолистные гибридные сорта Лыхны, Суцуми, Абхазская № 7.

Из семян алычи, привезенных в Германию Э. Бауром из Турции, выделены сорта Анатолия, Фертилия, Цертина (Murawski, Wielch, 1955), которые оказались гибридами алычи с китайской сливой.

Целенаправленную гибридизацию алычи с китайской сливой первыми применили И. В. Мичурин и Л. Бербанк. Последний от гибридизации сортов «японской» сливы с алычой Писсарда получил ряд известных сортов, в частности Метлей и Широ. Однако у них, так же как у повторных гибридов с сортами сливы китайской, доминировал морфобиологический тип сливы китайской. Это же можно сказать о полученных впоследствии в США краснолистных сортах типа Голливуд и сортах с хрящеватой мякотью плодов — типа Анжелино, у которых имеются лишь отдельные признаки алычи, но общий тип китайской сливы сохранен.

И. В. Мичурин впервые привлек для гибридизации с алычой северный подвид сливы китайской — *P. salicina* subsp. *ussuriensis* (Koval. et Kost.) Erem. От скрещивания его с мелкоплодной желтой алычой («мирабелью») им получен сорт Восточная красавица (Мичурин, 1940). Это фактически первый сорт сливы русской, имеющий морфобиологический тип этого вида.

Последователи Мичурина интродуцировали формы *P. salicina* subsp. *ussuriensis* в различные научные учреждения по плодоводству европейской части СССР, где она легко скрещивалась с алычой, давая гибриды типа сливы русской, близкие к Восточной красавице. Такие гибриды получены в Мичуринске (ЦГЛ), Минске (БелНИИП, Э. П. Сюбарова), Ленинакане (филиал Армянского НИИ виноградарства и плодоводства, П. Г. Каранян) и на других опытных станциях и в институтах. Такого типа гибриды под Смоленском собрал Ю. М. Чугуев в садах садоводов-опытников. Лучший из них — Смоленская красавица — представляет практический интерес для разведения в средней зоне плодоводства (Чугуев, 1999).

Создание первых сортов сливы русской в нашей стране связано с работами по гибридизации лучших сортов культурной алычи с сортами сливы китайской, начатые в 1930-е годы и продолженные в послевоенные годы на опытных станциях Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (Майкопской, Среднеазиатской, Туркменской, Крымской опытно-селекционной), а также в ГНБС и в Киргизском государственном университете (Ковалев, 1964; Костина, 1966; Степаненко, 1955). Были выведены первые коммерческие сорта сливы русской — Победа, Десертная, Обильная (Государственный Никитский ботанический сад, ГНБС), Фиолетовая десертная, Южная красавица, Пунцовая (Среднеазиатская опытная станция ВНИИР), Кызыл пионер (Киргизский государственный университет).

В связи с тем что при создании первых коммерческих сортов сливы русской были использованы недостаточно зимостойкие сорта типичной (в основном крымской) алычи и сорта «японских» слив (Бербанк, Виксон, Японская желтая, Сатсума и др.), эти гибридные сорта не отличаются высокой зимостойкостью. В то же время новые сорта сливы русской, выведенные с участием более зимостойких сортов китайской сливы (Скороплодная, Гигант) на Крымской ОСС ВНИИР, оказались достаточно зимостойкими даже в средней зоне плодоводства. Поэтому сорта Кубанская комета, Найдена, Шатер, Подарок Санкт-Петербургу выращиваются садоводами в Санкт-Петербурге, Смоленске, Москве, Челябинске.

В настоящее время селекция сливы русской с успехом ведется в ряде научных учреждений России, Украины, Белоруссии. В южной зоне хорошие результаты дало использование для повторных скрещиваний с алычой типичной, а также с гибридами алычи и абрикоса сорта Обильный. С его участием получены крупноплодные сорта Оленька (ГНБС), Генерал (Артемьевская опытная станция питомниководства), Глобус (Крымская ОСС). Высокоадаптивные сорта получены с использованием зимостойких сортов сливы русской, в частности сорта Кубанская комета — Июльская роза, Комета поздняя (Крымская ОСС), Клеопатра, Анастасия, Злато скифов (МСХА им. К. А. Тимирязева).

В селекцию сливы русской начинают вовлекаться и сорта сливы, в происхождении которой участвовали кроме китайской сливы сорта американской сливы *P. americana* Marsh., сливовишневых гибридов (*Microcerasus pumila* (L.), Erem. et Juschev × *P. salicina*) и черного абрикоса (*P. cerasifera* × *Armeniaca vulgaris* Lam.) — Путешественница, Шатер, Глобус, Колонновидная. Таким образом, намечается тенденция превращения сливы русской в сборный вид, в формировании признаков которого принимают участие различные виды сливы и других близких к ней родов косточковых растений. Однако базовыми видами остаются алыча и слива китайская.

В настоящее время слива русская завоевала прочные позиции в промышленном плодоводстве Европейской России. На Северном Кавказе, где сосредоточены наибольшие промышленные насаждения косточковых культур, до последнего времени слива русская под названием «гибридная алыча» рассматривалась как одна культура с алычой типичной. Однако в сортименте 2002 г. сохранилось лишь 3 сорта алычи — Кремень, Неберджайская ранняя и Субхи ранняя, все остальные сорта алычи, указанные в Госреестре селекционных достижений, допущенных к использованию (2002 г.), это сорта сливы русской: Гек, Десертная, Июльская роза, Кубанская комета, Мара, Найдена, Обильная, Подарок Санкт-Петербургу, Путешественница, Сарматка, Сигма, Шатер.

Слива русская имеет стойко передающийся по наследству комплекс морфологических и биологических признаков. При этом возврата к таковому исходных видов — алычи и китайской сливы — не наблюдается.

Как культивируемый вид, слива русская занимает широкий ареал, включающий европейскую часть России, Украину, Беларусь, Латвию, а также выращивается в ряде других стран (Италия, США). Сорта сливы русской возделываются в Средней полосе России, где алыча не культивируется, а из сортов сливы китайской ограниченное распространение имеет лишь сорт Скороплодная.

Слива русская достаточно хорошо отличается по ряду биологических и морфологических признаков и от алычи, и от сливы китайской (см. таблицу).

Особенно наглядны преимущества сортов сливы русской по сравнению с сортами алычи. По сравнению с последними они более крупноплодны, а у таких сортов, как Глобус, Обильная, Генерал, Дынная, Шатер, плоды могут достигать 90 г и более, лишь немного уступая самым крупноплодным сортам сливы китайской и сливы домашней. По вкусовым качествам свежие плоды сортов сливы русской — Жемчужина, Дынная, Путешественница, Кубанская комета, Гек и ряда других — превосходят большинство сортов алычи, китайской и домашней сливы. Многие сорта сливы русской — Гранит, Жемчужина, Глобус и другие — хороши и для консервирования, превосходя сорта японских слив и не уступая лучшим сортам алычи. В плодах сортов сливы русской — Жемчужина, Дынная, Глобус — содержится более 10 % сахаров — больше, чем у сортов алычи и японской сливы. Конвейер сортов сливы русской по созреванию плодов продолжается от второй половины июня (Июльская роза) до конца августа.

Морфологические признаки сливы русской, сливы китайской и алычи

Признак	Слива русская	Слива китайская	Алыча
Лист			
Длина/ширина, см	До 10/6	До 14/10	До 4/3
Консистенция пластинки	Кожистая	Кожистая	Тонкая, нежная
Зазубренность краев	Крупная, пильчато-городчатая	Крупная, двоякогородчатая	Мелкая, пильчатая
Поверхность листа			
верхняя	Голая или редкоопушенная	Голая	От голой до густоопушенной
нижняя	Редкоопушенная	Опушенная по длине жилок	Опушенная
Черешок			
длина, мм	12—18	10—11	15—20
опушение	Голый или редкоопушенный	Голый	Опушенный
Цветок			
Число в почке (максимальное)	2	3	1
Диаметр, мм	15—20	20—25	20—40
Длина цветоножки, мм	10—15	8—12	12—25
Окраска лепестков	Белая, иногда розовая у ноготка	Белая	Белая, розовая у ноготка
Плод			
Воронка у плодоножки	Неглубокая	Глубокая	Отсутствует
Брюшной шов	Слабо выражен	Хорошо выражен	»
Наличие аромата	Есть	Есть	»
Косточка			
Поверхность	Шероховатая, слегка бугристая	Шероховатая, ямчатая	Гладкая или слабо шероховатая

В сортименте сливы сорта сливы русской в нашей стране занимают ту же нишу, что сорта китайских слив во многих зарубежных странах, превосходя последние по адаптивности к более суровым условиям климата России.

Приводим описание нового гибридогенного вида — слива русская *Prunus rossica* Erem.

Prunus × rossica Eremin sp. nov.

Arbor vel frutex truncis pluribus 1.5—8 m alt., ad 30 cm in diam., subspinosa vel espinosa. Coma arboris cylindrica vel late effusa, sat collucata vel modice densa. Rami crassi, longi, leviter ramificantes. Cortex ramorum juvenilium laevis, epilosus, viridis adumbratione fusco-brunneo.

Folia magna, ad 10 cm lg., ad 6 cm lt., coriacea, anguste ovalia, ovalia vel lanceolata, saepe complicata, apice acutata, cuneata vel orbiculata, margine grosse duplicato-serrato-crenata (interdum crenata), lamina supra glabra vel secundum nervum medium sparse pilosa, subtus sparse pilosa, petiolo 12—18 mm lg., crasso, sparse piloso (interdum glabro), rubro-fusco.

Flores 20—25 mm in diam., albi, rarissime basi petalorum pallide rosei, cymis uni-bifloris. Petala orbiculata vel obovata, marginibus tegentes. Sepala cuneala vel orbiculari-cuneata, accumbentia vel declinata, viridia, margine interdum pallide rosea. Pedicelli 10—15 mm lg., glabri, viridi.

Fructus magni vel mediocres, applanati vel sectione transversali ovoidei. Cuticula versicolor, flava ad nigro-violaceam, saepe intense cerata. Infundibulum parvum, sutura paulum distincta. Pulpa mitis, solida vel cartilaginea, flava, aurantiaca vel rubra, dulcis vel dulcacida, saepe aromatica. Putamen a pulpa discedens vel non discedens, mediocre, rotundatum, bene farctum vel planum, superficie scabrum, rugosulum vel tuberculatum, apice acutatum. Sutura ventralis rotundata vel obtuse acutata, sulculis lateralibus bene distinctis. Sutura dorsalis discreta vel indistincta.

Typus: Russia, Regio Krasnodar, statio experimentali-selectionalis Crimensis Instituti culturae plantarum, N 55238, Eremin G. V. (WIR).

Дерево или многоствольный кустарник 1.5—8 м выс., с диаметром ствола до 30 см, слабо покрытые колючками или без колючек. Крона дерева от колонновидной до широкораскидистой, сравнительно редкая или средней густоты. Побеги толстые, длинные, слабо ветвящиеся. Кора молодых побегов гладкая, без опушения, окраска зеленая, с буро-коричневым загаром. Листья крупные, до 10 см дл. и 6 см шир., кожистые, узкоовальные, овальные или ланцетовидные, пластинка часто сложена вдоль главной жилки или согнута поперек; верхушка листа заостренная, клиновидная или округлая; зазубренность края листа крупная, двояко-пильчатогородчатая, реже городчатая; верхняя сторона листовой пластинки голая или с редким опушением вдоль главной жилки; нижняя сторона с редким опушением, всегда опушена вдоль главной жилки; черешок листа толстый, рассеянноопушенный, иногда голый, красно-бурый, 12—18 мм дл. Цветки по 1—2 в почке, белые, очень редко бледно-розовые у основания лепестков, 20—25 мм в диам. Лепестки округлые или обратнояйцевидные, сомкнутые. Чашечка прижатая или отогнутая, зеленая, иногда с бледно-розовой каймой; чашелистики клиновидные или округло-клиновидные. Цветоножка голая, зеленая, 10—15 мм дл. Плоды 42 × 40 × × 40 мм, окраска кожицы от желтой до черно-фиолетовой, часто с восковым налетом. Форма от плоскоокруглой до сердцевидной; воронка небольшая, шов слабо выражен. Мякоть нежная, плотная или хрящеватая, окраска желтая, оранжевая или красная, сладкая или кисло-сладкая, часто с ароматом. Косточка от мякоти отделяется или не отделяется, 15 × 11 × 9 мм, округлая, хорошо выполненная или плоская; поверхность шероховатая, слегка морщинистая или бугристая, концы часто заостренные; брюшной шов округлый или тупо-заостренный, боковые бороздки хорошо выражены; спинной шов прерывистый или отсутствует.

Тип: Россия, Краснодарский край, Крымская опытно-селекционная станция ВНИИР им. Н. И. Вавилова, Н-55 м над ур. м., 2002 г. № 55238, Г. В. Еремин (WIR).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. М., 2002. 214 с.

Еремин Г. В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М., 1985. 280 с.

Еремин Г. В. Алыча. М., 1989. 113 с.

Еремин Г. В., Гарковенко В. М. Внутривидовая систематика алычи // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1989. Т. 123. С. 9—15.

Ковалев Н. В. Сливо-алычовые гибриды на Северном Кавказе // Научн. тр. Майкопской опытн. станции. 1964. Вып. 11.

Костина К. Ф. Селекция алычи // Бюлл. Главн. бот. сада. 1966. Вып. 62. С. 20—23.

Мичурин И. В. Помологические описания. М.; Л., 1940. Т. 31. 559 с.

Степаненко Д. П. Новые для Киргизии сорта плодовых растений // Уч. зап. биол.-почв. факультета. Киргиз. гос. ун-т. 1955. Вып. 5. С. 111—119.

Хашба Л. Х. Алыча. Сортимент и культура ее в Абхазии. Сухуми, 1966. 28 с.

Чугуев Ю. М. Смоленская красавица. Смоленск, 1999. 31 с.

Murawski H., Wieloch E. Türkische Pflaumen der Anbau auf lichten Böden // Dtsch. Gartenbau. 1955. Bd 2. N 6. S. 162—165.

SUMMARY

A new cultigenous species is described, *Prunus rossica* Erem. (Russian plum) resulted from the hybridization of 2 diploid plum species, myrobalan and Chinese plum — *P. cerasifera* Ehrh. × *P. salicina* Lindl. The varieties of the Russian plum have stable positions in commercial production in the European Russia. The varieties are Gek, Desertnaya, Iulskaya Rosa, Kubanskaya Kometa, Najdeona, Obilnaja, Shateor and others. The Russian plum has many biological and morphological distinctions from the both myrobalan and Chinese plum.

УДК 582.893

Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© Г. А. Лазьков

НОВЫЙ ВИД РОДА *FERULA* (*UMBELLIFERAE*) ИЗ КЫРГЫЗСТАНА

G. A. LAZKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *FERULA* (*UMBELLIFERAE*) FROM KIRGIZSTAN

Биолого-почвенный институт НАН Кыргызстана, лаборатория флоры (FRU)
Кыргызстан, 720071, Бишкек, проспект Чуй, 265
E-mail: glazkov1963@mail.ru

Поступила 25.01.2006

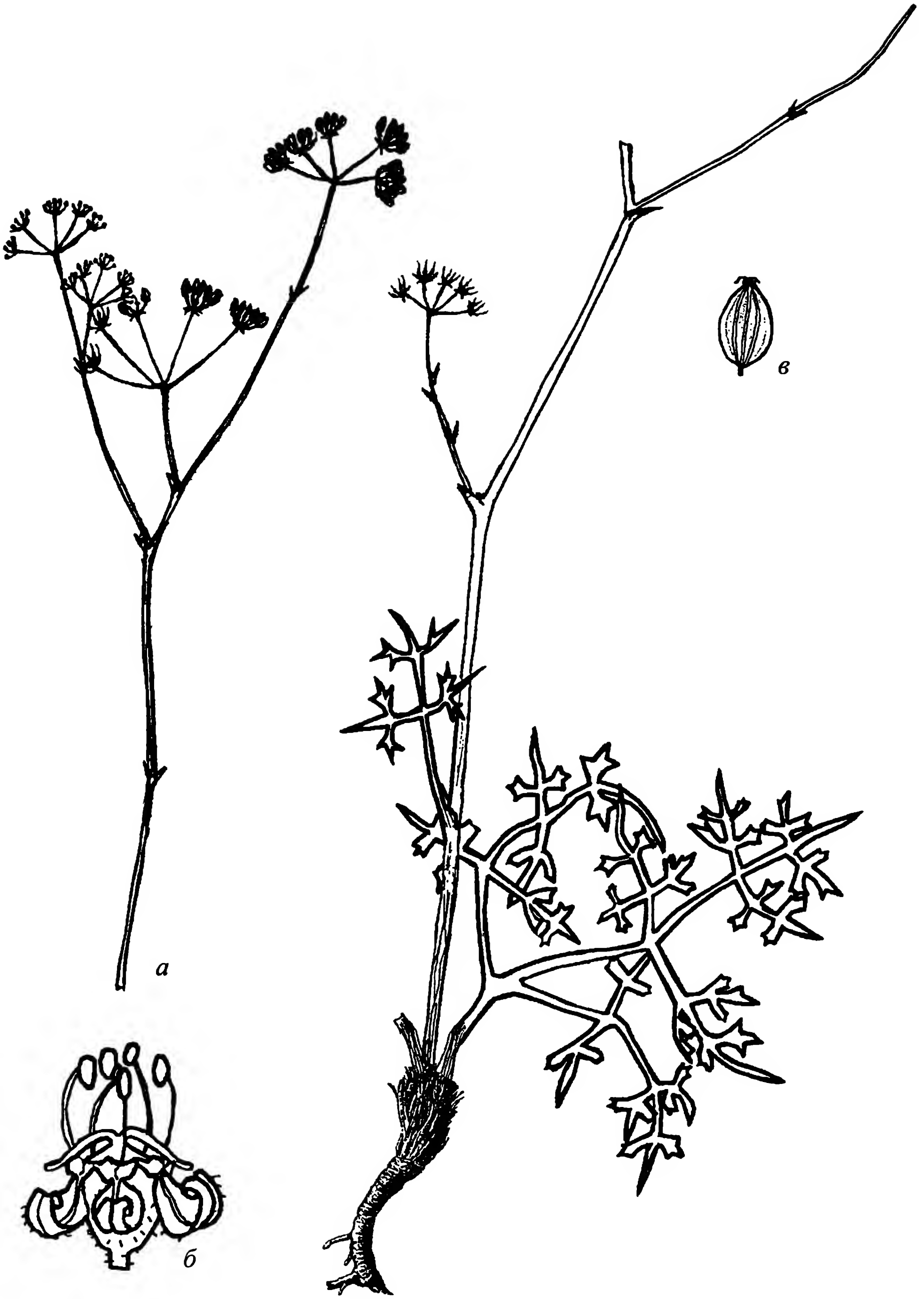
Описан новый вид *Ferula pimenovii* Lazkov. Приводится морфологическое описание вида и его отличия от близкого вида *F. vicaria* Korov.

Ключевые слова: *Umbelliferae*, *Ferula*, новый вид, Кыргызстан.

Во время экспедиции 2005 г. в Западном Тянь-Шане проводился сбор растений на пестроцветах южных отрогов Чаткальского хр. в окрестностях с. Сумсар. В числе других растений было собрано несколько образцов вида из рода *Ferula*. При их определении оказалось, что они относятся к новому, хорошо обособленному виду, который описывается ниже.

Ferula pimenovii Lazkov sp. nov.

Planta perennis, 40—70 cm alt. Radix verticalis, cylindricus, infra ramosus, non incrassatus. Caudex mono-diceps, residuis petiolorum foliorum emortuorum vestitus. Caulis basi 3—7 mm in diam., sectione rotundatus, vix sulcatus, in parte superiore vel interdum a basi ramosus, ramis alternatis, breviter pubescentes. Folia radicalia laminis ambitu late triangulatis, triternatis, ad 17 cm lg., 20 cm lt., succulenta, non cito marcescentia, glabra, petiolata, petiolis laminis brevibus, vaginis triangularibus; lobis terminalibus lineari-lanceolatis, acutis, lateralibus ambitu rhomboideis, apice trilobatis. Folia caulina laminis diminutis vel ad vaginas triangulares reducta. Umbellae ca. 5 cm in diam., 5—6 radiatae, radiis subaequilongis, breviter pubescentes, ad 2.5 cm lg., involucri phyllis nullis. Umbellulae 7—10-radiolatae, radiolis breviter pubescentes 3—6 mm lg., involucelli phyllis 7—9 lanceolatis, margine et dorso pubescentes, fructificatione persistentes. Dentes calycini parvi triangulati. Petala ovata, apice attenuata, introflexa, margine et dorso scabrida.



Ferula pimenovii Lazkov.
а — общий вид, *б* — цветок, *в* — плод.

Stylopodia late conoidea, margine leviter undulata. Stylodia reflexa ca. 1.5 mm lg. Ovarii pubescentes. Fructus 5—6 mm lg., 3.5—4 mm lt., ovales, jugis marginalibus 2 anguste-aliformibus et jugis lateralibus 3 filiformibus, brunnei, glabri (vide figure).

Typus: «Jugi Chatkalici brachia australis, ad meridiem ab pago Sumsar, in gypsaceis, 25 VII 2005, G. A. Lazkov» (LE, isotypi: FRU, MW).

Affinitas. A *F. vicaria* Korov. affinis est, sed vaginis foliorum non amplexicaulibus, lobis lateralibus ambitu rhomboideis, radicibus non incrassatis differt.

Species in honorem investigatoris familiae *Umbelliferae* cl. M. G. Pimenovii nominatur.

Растение 40—70 см выс. Корень стержневой, цилиндрический, в нижней части разветвленный, без утолщений. Каудекс одно-двухглавый, в верхней части покрытый остатками черешков листьев. Прикорневые листья с широко-треугольной в очертании пластинкой, до 17 см дл., 20 см шир., трижды тройчато перистые, сочные, нескоро увядающие, голые, с черешком короче пластинки, с треугольным влагалищем. Центральные конечные сегменты линейно-ланцетные, острые, боковые — в очертании ромбические, в основании клиновидно суженные, на верхушке трехлопастные. Стеблевые листья с уменьшенной пластинкой или редуцированы до треугольных влагалищ. Стебель в основании 3—7 мм в диам., цилиндрический, слегка бороздчатый, в верхней части или иногда почти от основания ветвящийся, с очередными зонтиками, коротко опушенный. Зонтики около 5 см в диам., с 5—6 почти равными, коротко опушенными лучами до 2.5 см дл.; листочки обертки отсутствуют. Зонтички с 7—10 коротко опушенными лучами 3—6 мм дл., с 7—9 ланцетными, по краю и спинке опушенными, сохраняющимися при плодах оберточками. Зубцы чашечки мелкие, треугольные. Лепестки яйцевидные, на конце оттянутые и загнутые, по краю и спинке шероховатые. Подстолбия широко конусовидные, по краям слегка волнистые. Стилодии вниз отогнутые, до 1.5 мм дл. Завязь опушенная. Плоды 5—6 мм дл., 3.5—4 мм шир., овальные, с 2 боковыми узко-крыловидными и 3 спинными нитевидными ребрами, коричневые, голые (см. рисунок).

Тип: «Южные отроги Чаткальского хр., южнее с. Сумсар, пестроцветы, 25 VII 2005, Г. А. Лазьков» (LE, изотипы — MW, FRU).

Родство. Близок *F. vicaria* Korov., отличается листьями с не стеблеобъемлющими влагалищами, ромбическими боковыми сегментами листьев, корнем без шаровидных утолщений на конце.

Благодарности

Вид назван в честь исследователя сем. зонтичных М. Г. Пименова.

Исследования осуществлялись при финансовой поддержке проекта Международного научно-технического центра (МНТЦ). Грант: KP-973: «Сохранение и использование гермоплазмы дикорастущей флоры Кыргызстана для решения генетико-селекционных и народнохозяйственных задач». «Conservation and use of germplasm of Kyrgyzstan's wild flora for management of genetic-selection and economic tasks».

SUMMARY

A new species *Ferula pimenovii* Lazkov from Kirgizstan is described. Its morphological description and differences from related species *F. vicaria* Korov. are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 (479)

© Н. Н. Портениер,[1] А. С. Солодько[2]

ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ ЗАПАДНОГО ЗАКАВКАЗЬЯ

N. N. PORTENIER, A. S. SOLODJKO.
ADDITIONS TO THE FLORA OF WESTERN TRANSCAUCASIA

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: portenier@mail.ru
[2] Сочинское отделение Русского географического общества,
Музей истории Хостинского района Сочи

Поступила 16.02.2006

Сообщается о нахождении в Западном Закавказье 18 видов высших растений. *Minuartia abchasica*, *Euphorbia myrsinites* и *Campanula dzyschrica* приводятся впервые для территории Российской Федерации, *Euphorbia rigida* и *Centaurea micrantha* — впервые для Западного Закавказья, *Galatella fominii* ранее не приводился для Туапсе-Адлерского флористического района, а *Cyperus eragrostis* и *Carex kotschyana* — для Абхазии. До сих пор не было достоверных данных о произрастании в Туапсе-Адлерском районе *Selaginella selaginoides*, *Cirsium aggregatum*, *Stachys iberica* и *Listera cordata*. Для некоторых редких в этом регионе видов (*Picris canescens*, *Buddleja davidii*, *Carex echinata*, *C. szovitsii*) указываются новые местонахождения. Из флоры Туапсе-Адлерского района исключается *Carex vesicaria*, так как достоверные данные о его произрастании здесь пока не известны.

Ключевые слова: высшие растения, Западное Закавказье, флористические находки.

В ходе полевых флористических исследований в Западном Закавказье (в Туапсе-Адлерском флористическом районе и в Абхазии), проводимых Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова (БИН) РАН совместно с Сочинским отделением Русского географического общества, Сочинским национальным парком и Кавказским государственным природным биосферным заповедником, за последние годы обнаружены местонахождения большого числа редких видов, многие из которых ранее не приводились для данного региона, а в отношении других не было достоверных данных о произрастании их здесь. Часть этих материалов уже учтена, включена разными авторами в публикации обработок отдельных семейств и родов для «Конспекта флоры Кавказа» (часто без указания конкретных местонахождений), но многие находки еще не опубликованы, о наиболее интересных из них и сообщается в этой статье. Все цитируемые гербарные материалы хранятся в Кавказском секторе Гербария БИН РАН (LE), дублеты некоторых из них имеются в ряде других гербариев. Для указания распространения видов по Кавказу, приняты флористические районы согласно районированию, разработанному А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991; Конспект флоры Кавказа, 2003). В цитатах этикеток гербарных материалов, собранных на территории российской части Западного Закавказья, указание на Краснодарский край опущено.

Selaginellaceae

Selaginella selaginoides (L.) Link — Адлерский р-н г. Сочи, около 29 км на юго-восток-восток от пос. Красная Поляна, верховье р. Тихая (левый приток реки Мзымта), северо-восточное подножие горы Агепста, крутой склон северо-западной экспозиции, прогалина среди зарослей *Rhododendron caucasicum* Pall., alt. ca. 1900 m. s. m. (вместе с *Listera cordata* (L.) R. Br.), 16 VII 2005, № 992, А. С. Зернов, Н. Н. Портениер. Достоверные материалы о произрастании этого вида в Туапсе-Адлерском флористическом районе до сих пор нам не были известны. Этот преимущественно циркумбореальный вид на Кавказе довольно редок, его ближайшие ранее известные, местонахождения — в Бело-Лабинском флористическом районе Западного Кавказа и в Абхазии (Попова, 2003).

Caryophyllaceae

Minuartia abchasica Schischk. — Адлерский р-н г. Сочи, около 6 км на юго-восток от пос. Красная Поляна, субальпийский пояс горы Аибга-3, скалы у ее вершины, alt. ca. 2400 m. s. m., 29 VII 1994, А. С. Солодько; там же, 20 VII 1997, № 3159, Н. Н. Портениер; Лазаревский р-н г. Сочи, подножия южной «стены» горы Фишт близ Черкесского перевала, субальпийский пояс, скалы и камни, 18 VII 1993, А. С. Солодько; там же, между Черкесским и Белореченским перевалами, 11 VIII 1997, он же. Локальный эндемик (? или субэндемик) Абхазии и Туапсе-Адлерского флористического района, для которого, равно как и для территории Российской Федерации в целом, приводится впервые. Популяции из нашего района, отнесенные к этому виду, отличаются от типа тем, что чашелистики у них почти лишены железистого (равно как и нежелезистого) опушения, оно присутствует в их основании и только у некоторых цветков единичные волоски доходят до середины чашелистиков, но, согласно А. А. Колаковскому (1980) и гербарным материалам из Абхазии, отнесенным Б. К. Шишкиным (in sched.) к этому виду, чашелистики у *M. abchasica* далеко не всегда железистые. Видовая самостоятельность *M. abchasica* весьма сомнительна, он очень близок к эвксинско-кавказскому *M. buschiana* Schischk. На хр. Аибга встречаются оба эти вида и формы переходные между ними.

Euphorbiaceae

Euphorbia myrsinites L. — Хостинский р-н г. Сочи, среднее течение р. Агура, около 6 км на северо-запад от пос. Хоста, урочище Орлиные Скалы, выступ отвесных известняковых скал, alt. ca. 350 m. s. m., 26 IV 1992, А. С. Солодько, Д. Ю. Пыряев, Ю. В. Фомин, В. В. Кузниченко. Этот восточно-субсредиземноморский вид на Кавказе относительно редок, для территории Российской Федерации ранее не приводился и был известен только из Грузии (Гельтман, 2004). Ближайшие к Сочи местонахождения *E. myrsinites* — в Крыму и Абхазии. В Западном Закавказье этот вид, вероятно, является реликтом одной из более засушливых эпох голоцена, а может быть и более раннего времени.

E. rigida M. Bieb. — Хостинский р-н г. Сочи, селение Раздольное, Опытно-производственное хозяйство Научно-исследовательского института горного садоводства и цветоводства, alt. ca. 100 m. s. m., 14 III 2001, А. С. Солодько. Этот средиземноморский вид для Западного Закавказья ранее не приводился, на Кавказе где, проходит северо-восточная граница его распространения, он был известен только из Северо-Западного Закавказья (от окрестностей пос. Малый Утриш до пос. Ольгинка), ближайшие к Кавказу местонахождения в Крыму (locus classicus) и в причерноморских районах северо-западной Турции (Гельтман, 2004). В Сочи, судя по характеру экотопа, *E. rigida*, возможно, является заносным растением, данное местонахождение является крайней южной точкой его распространения на Кавказе.

Campanulaceae

Campanula dzyschrica Kolak. — Адлерский р-н г. Сочи, около 17 км на север от устья р. Псоу, южное подножие горы Дзыхра (на водоразделе рек Мзымта и Псоу), скально-лесной комплекс, трещины известняковых скал, alt. ca. 900 m. s. m., 21 VI 1995, А. С. Солодько. Определила М. Э. Оганесян (III 2004 in sched.). Этот вид ранее для территории России не приводился и рассматривался как локальный эндемик известняковых скал субальпийского пояса Бзыбского хр., где он встречается на высотах 1800—2400 м над ур. м. (Колаковский, 1991; Oganesian, 1995; Оганесян, 2002). Видовая самостоятельность *C. dzyschrica* сомнительна, скорее всего он представляет собой лишь высокогорную форму *C. kolakovskyi* Kharadze, являющегося локальным эндемиком известняковых скал лесного пояса ущелий рек Бзыбь, Гега и Юпшара, где он встречается на высотах 200—1300 м над ур. м. (Колаковский, 1991). Исходя из экологической приуроченности этих очень близких видов, представляется вполне логичным отнесение популяции с горы Дзыхра (не путать с горой Дзышра в Абхазии) к *C. kolakovskyi*, виду лесного пояса, а не к субальпийскому *C. dzyschrica*. Кроме того следует отметить, что, согласно Оганесян (2001), оба эти вида близки к *C. sclerophylla* (Kolak.) Czerep., который является локальным эндемиком известняковых скал ущелья Ахцу по реке Мзымта.

Asteraceae

Centaurea micrantha S. G. Gmel. — Лазаревский р-н г. Сочи, устье р., Псезуапсе, галечник на надпойменной террасе, 28 VI 1992, А. С. Солодько; там же, правый берег р. Псезуапсе, урочище Татьяновка, поляна на надпойменной террасе, 2 VII 1994, он же. Для Западного Закавказья этот преимущественно степной вид приводится впервые. Ближайшие достоверно известные местонахождения — на Северном Кавказе и в Северо-Западном Закавказье, в районе г. Геленджик и севернее (Зернов, 2000; Михеев, 2000). Нахождение *C. micrantha* в бассейне р. Псезуапсе является пока самой южной точкой его распространения в Закавказье.

Cirsium aggregatum Ledeb. — Лазаревский р-н г. Сочи, около 24 км на северо-восток от устья р. Шахе, восточный отрог горы Аутль, разнотравный субальпийский луг, alt. ca. 1600 m. s. m., 23 VII 1991, А. С. Солодько; там же 10 VII 2000, И. Н. Тимухин, Б. С. Туниев; Адлерский р-н г. Сочи, около 12 км на юго-восток от пос. Красная Поляна, хр. Аибга, отрог горы Каменный Столб, опушка субальпийского пихтарника, 17 VIII 1992, А. С. Солодько. Этот эвксинский вид приводился ранее для территории Российской Федерации по литературным данным, а гербарные материалы были известны только из Западной Грузии и северо-восточной Турции (Харадзе, 1963; Davis, Parris, 1975; Меницкий, 1996). Местонахождение *C. aggregatum* на горе Аутль является самой северной точкой его ареала и позволяет предположить, что этот вид встречается и на Фишт-Оштенском горном массиве.

Galatella fominii (Kem.-Nath.) Czerep. — Лазаревский р-н г. Сочи, водораздел рек Аше и Куапсе, лесная поляна среди дубрав, 10 X 1993, А. С. Солодько; Хостинский р-н г. Сочи, среднее течение р. Агура, около 6 км на северо-запад от пос. Хоста, урочище Орлиные Скалы, выступ известняковых скал, alt. ca. 370 m. s. m., 29 X 1989, он же; там же, alt. ca. 340 m. s. m., 29 VIII 1997, № 3479, Н. Н. Портениер. Морфологически слабо обособленная раса европейского *G. linosyris* (L.) Reichenb. fil., замещающая его в Западном Закавказье. Для Туапсе-Адлерского флористического района этот вид ранее не приводился, но был известен из Северо-Западного Закавказья (Геленджик) и Абхазии (Пицунда). Местонахождения *G. Fominii* в Западном Закавказье, вероятно, являются реликтовыми, свидетельствующими о его более широком распространении в засушливые эпохи голоцена.

Picris canescens (Steven) V. N. Vassil. — Лазаревский р-н г. Сочи, пос. Головинка, пойма р. Шахе, открытые песчаные и галечниковые места, 29 VII 2005, № 1056, Н. Н. Портениер. Субэндемик Северного Кавказа, преимущественно его центральной и восточной частей, из Закавказья был известен, вероятно, только по одному гербарному сбору из достаточно удаленного от основной части ареала места: «Черномор. окр. ниж. теч. р. Псезуапе [=Псезуапсе], 21 VI 1895, В. Л[ипский]» (LE!), что наводило на мысль об артефакте. Но теперь нахождение *P. canescens* в пойме р. Шахе позволяет предположить, что в Западном Закавказье этот вид является реликтом, вероятно, послеледникового оптимума голоцена, хотя вероятность антропогенного заноса не исключена. Ближайшие к Сочи местонахождения *P. canescens* известны, судя по имеющимся в БИН гербарным материалам, в бассейне р. Подкумок и восточнее, но надо полагать, что этот вид, вероятно, встречается в бассейне р. Туапсе, в предгорьях Западного Кавказа, а возможно и в Северо-Западном Закавказье.

Senecio pandurifolius K. Koch — Адлерский р-н г. Сочи, правый борт ущелья Ахцу (каньон реки Мзымта на 23—25 км шоссе Адлер—Красная Поляна), отвесные скалы, alt. ca. 220 m. s. m., 17 VI 1998, А. С. Солодько. Этот преимущественно эвксинский вид не вошел в список растений Сочинского р-на В. В. Штейпа (1926), хотя имеется его гербарный сбор: «Сочинский р-н, известняковые скалы теснины Ахцу, 29 V 1925, Вл. Штейп» (LE!). Не приводится он для Туапсе-Адлерского флористического района и в обработке рода для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, Конечная, 2001). Местонахождение *S. pandurifolius* в ущелье Ахцу является самой северо-западной точкой его ареала, охватывающего Западное Закавказье, кроме того этот вид встречается в бассейне р. Теберда на Западном Кавказе и, согласно V. A. Matthews (1975) — в северо-восточной Турции в бассейне р. Чорох в районе г. Артвин.

Buddlejaceae

Buddleja davidii Franch. — Адлерский р-н г. Сочи, окрестности селения Молдовка, пойма р. Мзымта, галечник, 18 VII 2002, А. С. Солодько; Лазаревский р-н г. Сочи, пос. Головинка, пойма р. Шахе, открытые песчаные и галечниковые места, 29 VII 2005, № 1053, Н. Н. Портениер. Редкий в естественных местообитаниях российской части Западного Закавказья натурализующийся вид. Этот декоративный листопадный кустарник завезен из Китая. На черноморском побережье Кавказа он интродуцирован в начале XX в., а его натурализация здесь отмечается сравнительно недавно, вероятно, впервые об этом сообщил А. А. Колаковский (1986), указывая, что *B. davidii* образует заросли в поймах некоторых рек Абхазии, а в окрестностях г. Гагра этот кустарник встречается и на скалистых склонах. Натурализация этого вида отмечена в Аджарии (Хохряков, 1998) и в пойме р. Куапсе в российской части Западного Закавказья (Зернов, 2002). Таким образом, на территории Сочи *B. davidii* в одичавшем виде отмечен теперь уже в поймах трех рек: Куапсе, Шахе и Мзымта. В пойме Шахе замечено два куста в фазе цветения, каждый из которых представляет собой поросль от довольно толстого, около 7 см в диам., лежащего и присыпанного речными наносами ствола, вероятно, сломанного во время одного из наводнений, либо он периодически подмерзает и дает поросль. На территории Сочи *B. davidii* в диком виде пока редок, но заселяет не антропогенные, а вполне естественные местообитания. Мониторинг натурализации интродуцированных видов весьма актуален для черноморского побережья Кавказа.

Lamiaceae

Stachys iberica M. Bieb. — Адлерский р-н г. Сочи, верховье р. Сумасшедшая (правый приток р. Мзымта), субальпийский пояс, скалы на южном склоне, 14 VIII 1994, А. С. Солодько. Ареал этого восточно-субсредиземноморского вида охватывает Крым, Турцию, Кавказ (преимущественно Закавказье), а на Северном Кавказе известен только из Бело-Лабинского (окрестности пос. Гузерипль) и Верхнетерского флористических районов, кроме того *S. iberica* (s. str.) указывается для Греции и Северной Сирии (Bhattacharjee, 1982). Достоверных материалов о произрастании *S. iberica* в Туапсе-Адлерском флористическом районе ранее не было. Данное местонахождение является самой северной точкой его ареала на черноморском побережье Кавказа и в связи с этим следует отметить, что *S. iberica* встречается в Крыму, но пока не обнаружен в Северо-Западном Закавказье, а во флоре Абхазии (Колаковский, 1982) этот вид был пропущен, в Гербарии БИН (LE) есть сбор *S. iberica* из бассейна р. Гега (27 VII 1930, № 1740, П. Панютин).

Orchidaceae

Listera cordata (L.) R. Br. — Адлерский р-н г. Сочи, около 29 км на юго-восток-восток от пос. Красная Поляна, верховье р. Тихая (левый приток р. Мзымта), северо-восточное подножие горы Агепста, крутой склон северо-западной экспозиции, прогалина среди зарослей *Rhododendron caucasicum*, alt. ca. 1900 m. s. m. (вместе с *Selaginella selaginoides*), 16 VII 2005, № 991, А. С. Зернов, Н. Н. Портениер. Достоверные материалы о произрастании этого преимущественно циркумбореального вида в Туапсе-Адлерском районе до сих пор нам не были известны, его ближайшие, ранее известные местонахождения — в Бело-Лабинском флористическом районе и в Абхазии (Колаковский, 1986; Аверьянов, 1994). *L. cordata* на Кавказе довольно редок, возможно является здесь плейстоценовым реликтом, внесен в Красную книгу Сочи (Солодько, Кирий, 2002).

Cyperus eragrostis Lam. — Абхазия, центральная часть г. Сухум, травянистое место во дворе жилого дома, 27 VII 2004, № 802, З. И. Адзинба, Н. Н. Портениер. Ранее этот вид для Абхазии не приводился и был известен только из приморской части Хостинского и Адлерского районов г. Сочи. *C. eragrostis* является заносным американским видом, впервые для Кавказа он приводится Т. В. Егоровой (2000), при этом самые ранние из известных с Кавказа сборы датированы 1975 г. В Сухуме *C. eragrostis* встречается довольно часто, в качестве сорного растения на сыроватых местах, в трещинах асфальта и т. п. Из других районов Абхазии этот вид пока не известен.

Carex echinata Murr. — Адлерский р-н г. Сочи, около 28 км на юго-восток-восток от пос. Красная Поляна, верховье р. Тихая (левый приток р. Мзымта), правый берег протоки, сырой луг по краю осокового болотца, alt. ca. 1520 m. s. m., 18 VII 2005, № 1021, Н. Н. Портениер, Б. С. Туниев. Этот преимущественно панбореальный вид довольно широко распространен в высокогорьях Большого Кавказа, но в Туапсе-Адлерском флористическом районе, где он, вероятно, является плейстоценовым реликтом, довольно редок, гербарных материалов его из этого района до сих пор в Гербарии БИН (LE) не было, но он приводился Р. А. Еленевским (1949) при описании болот в верховье реки Азмыч (левый приток р. Мзымта) и Р. Н. Семагиной (1999) для гор Кудо, Большая Чура, Ачишхо. Следует также отметить, что на осоковом болотце, по краю которого обитает *C. echinata*, одним из доминантов является довольно редкий эвксинский вид *C. szovitsii* V. I. Krecz. (гербарный сбор № 1030), для которого это также новое местонахождение, хотя и не очень удаленное от двух других, известных ранее в Туапсе-Адлерском районе, также находящихся в бассейне р. Мзымта. Об одном из этих местонахождений, с хр. Аишха, нами уже сообщалось (Портениер, Солодько, 2002), а этикетку другого приводим здесь: «Адлерский район города Сочи, около 34 км на восток от поселка Красная Поляна, правобережье долины реки Мзымта, около 2 км ниже озера Кардывач, болотистый берег ручья, alt. ca. 1750 m. s. m., 31 VIII 2003, № 541, П. В. Кирий, Н. Н. Портениер, А. С. Солодько». На южном макросклоне Большого Кавказа *C. szovitsii* севернее хр. Аишха достоверно пока не известен, хотя на северном макросклоне этот вид встречается на Фишт-Оштенском горном массиве (верховье р. Цица и др.).

C. kotschyana Boiss. et Hohen. — Абхазия, Гудаутский р-н, верховье р. Мзимна (=Мзымна) (правый приток р. Авадхара), осоковое болотце, alt. ca. 2000 m. s. m., № 783, 25 VII 2004, З. И. Адзинба, Н. Н. Портениер. Этот преимущественно кавказско-армено-иранский вид для Абхазии ранее не приводился (Колаковский, 1986), в Западном Закавказье, вероятно, довольно редок, был известен пока только из нескольких местонахождений в Сванетии (Егорова, 1991, 1999) и Туапсе-Адлерском флористическом районе (Портениер, Солодько, 2002). Следует также отметить, что здесь же, на болоте в верховье Мзимны, встречается и другой довольно редкий кавказско-эвксинский вид *Carex capitellata* Boiss. et Bal. (гербарный сбор № 784).

В качестве примечания необходимо отметить, что в предыдущей нашей статье (Портениер, Солодько, 2002) сообщалось о нахождении в Туапсе-Адлерском флористическом районе (озеро-болото Бзыч в бассейне р. Шахе) *Carex vesicaria* L. В результате повторного более детального изучения этого гербарного материала Т. В. Егорова пришла к выводу, что он принадлежит *C. rostrata* Stokes. Вероятно, к этому же виду следует отнести и указания Семагиной (1999) на распространение *C. vesicaria* в Сочинском геоботаническом округе Кавказского заповедника. Таким образом, достоверные материалы, свидетельствующие о произрастании *C. vesicaria* в Туапсе-Адлерском районе, нам пока не известны, ближайшие местонахождения этого вида, судя по имеющимся в БИН (LE) гербарным материалам, — южнее пос. Псебай в Бело-Лабинском флористическом районе, а также в районе города Гагра и на оз. Инкит в Абхазии.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю благодарность Н. В. Диденко и Б. С. Туниеву за всестороннюю помощь и поддержку исследований, П. В. Кирий за большую помощь в организации полевых исследований. Мы также очень признательны Л. В. Аверьянову, Д. В. Гельтману, Т. В. Егоровой, А. Д. Михееву, М. Э. Оганесян, Т. Н. Поповой и Н. Н. Цвелеву за консультации и помощь в определении наших гербарных материалов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 05-04-48023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверьянов Л. В. Обзор видов семейства *Orchidaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 108—127.

Гельтман Д. В. Обзор подсекции *Myrsiniteae* Boiss. секции *Paralias* Dumort. рода *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) // Новости систематики высших растений. СПб., 2004. Т. 36. С. 159—169.

Егорова Т. В. Обзор родов *Kobresia* и *Carex* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1735—1749.

Егорова Т. В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.; Сент-Луис, 1999. 772 с.

Егорова Т. В. *Cyperus eragrostis* Lam. (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2000. Т. 32. С. 7—11.

Еленевский Р. А. Азмычское высокогорное болото Западного Кавказа // Научно-методические записки. М., 1949. Вып. 12. С. 334—338.

Зернов А. С. Материалы к флоре Российского Западного Кавказа. Сообщение 2 // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2002. Т. 107. Вып. 2. С. 63—64.

Зернов А. С. Растения Северо-Западного Закавказья / Отв. ред. А. Г. Еленевский. М., 2000. 130 с.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Изд. 2-е. Тбилиси, 1980. Т. 1. 210 с., XXXIV табл.; 1982. Т. 2. 282 с., XLIX табл.; 1986. Т. 4. 362 с., XXXVIII табл.

Колаковский А. А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси, 1991. 175 с.

Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян: Т. I / Ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. СПб., 2003. 204 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов рода *Cirsium* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 9. С. 92—105.

Меницкий Ю. Л., Конечная Г. Ю. Обзор видов рода *Senecio* (*Asteraceae*) Кавказа // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 2. С. 88—101.

Михеев А. Д. Обзор видов рода *Centaurea* (*Asteraceae*) флоры Кавказа. 2 Подроды *Lopholoma* — *Tetramorphaea* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 3. С. 116—124.

Оганесян М. Э. Обзор секций *Symphyandriformes* и *Cordifoliae* подрода *Campanula* (*Campanula*, *Campanulaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 11. С. 134—150.

Оганесян М. Э. Эколого-географический анализ кавказских представителей семейства *Campanulaceae* // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Ереван, 2002. Вып. 14. С. 67—81.

Попова Т. Н. Familia *Selaginellaceae* Willk. // Конспект флоры Кавказа / Отв. ред. акад. А. Л. Тахтаджян: Т. I / Ред. Ю. Л. Меницкий, Т. Н. Попова. СПб., 2003. С. 149.

Портениер Н. Н., Солодько А. С. Дополнения к флоре Российского Западного Закавказья // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 123—130.

Семагина Р. Н. Флора Кавказского государственного природного биосферного заповедника (Монография). Сочи, 1999. 228 с.

Солодько А. С., Кирий П. В. Красная книга Сочи. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды. Т. 1. Растения и грибы / Науч. ред. Н. Н. Портениер. Сочи, 2002. 148 с.: ил.

Харадзе А. Л. Род Бодяк — *Cirsium* Mill. emend. Scop. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 51—215.

Хохряков А. П. Литоральная флора Аджарии за последние 5 лет // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1998. Т. 103. Вып. 6. С. 54—56.

Штейн В. В. Материалы к флоре Сочинского района // Тр. Сочинской сельскохозяйственной и садовой опытной станции. Сочи, 1926. Вып. 6. С. 93—113, 134—146.

Bhattacharjee R. Stachys L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis et al. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 199—262.

Davis P. H., Parris B. S. Cirsium Miller // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis et al. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 370—412.

Matthews V. A. Senecio L. // Flora of Turkey and the East Aegean Islands / Ed. by P. H. Davis et al. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 145—168.

Oganesian M. Synopsis of Caucasian *Campanulaceae* // Candollea, 1995. Vol. 50. P. 275—308.

SUMMARY

The records of 18 higher plant species in the Western Transcaucasia are reported. *Minuartia abchasica*, *Euphorbia myrsinites* and *Campanula dzyschrica* are listed for the first time for the Russian Federation; *Euphorbia rigida* and *Centaurea micrantha* — for the Western Transcaucasia; *Galatella fominii* — for the Tuapse-Adler floristic district; *Cyperus eragrostis*, *Carex kotschyana* are new to Abkhazia. New data on the distribution of some rare species (*Selaginella selaginoides*, *Cirsium aggregatum*, *Stachys iberica*, *Listera cordata*, *Picris canescens*, *Buddleja davidii*, *Carex echinata*, *C. szovitsii*) in the Western Transcaucasia are presented. *Carex vesicaria* is excluded from the flora of the Tuapse-Adler district.

УДК 581.9 : 582.919.2 (571.63) Бот. журн., 2006 г., т. 91, № 9

© Н. С. Павлова

О НАХОДКЕ *LIMONIUM TETRAGONUM* (*LIMONIACEAE*) В МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

N. S. PAVLOVA. ON THE RECORD OF *LIMONIUM TETRAGONUM* (*LIMONIACEAE*) IN THE CONTINENTAL PART OF THE MARITIME TERRITORY

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159 Г
Тел. 310 410
Факс 310 193
E-mail: botany@eastnet.febras.ru
Поступила 30.01.2006

Сообщается о 2-й находке в России *Limonium tetragonum*. Новые для приморского края местонахождения находятся на материковой части в Шкотовском р-не, в бухте Суходол (Уссурийский залив, Японское море). Впервые вид был обнаружен в Приморском крае на о-ве Фуругельма. Приведены эколого-ценотическая характеристика вида и результаты определения всхожести его семян.

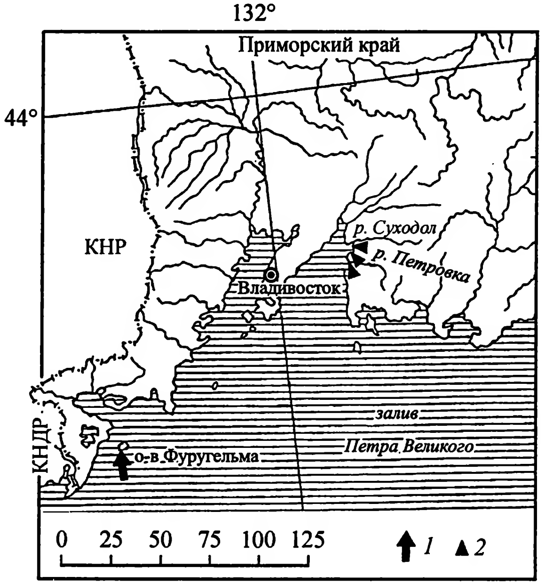
Ключевые слова: *Limonium tetragonum*, новые местонахождения, Приморский край, Шкотовский р-н, бухта Суходол.

Род *Limonium* R. Mill. (кермек) насчитывает около 300 видов, распространенных в обоих полушариях Земли на солончаках, засоленных почвах, по берегам соленых озер и морей. Большинство из них встречается в аридных районах Средней и

Центральной Азии (Линчевский, 1952). Только 2 вида *Limonium* выходят к берегам Тихого океана на Азиатском континенте (Ohwi, 1965; Lee, 1996). Для российского Дальнего Востока представители этого рода не приводились в флористических сводках (Сосудистые..., 1986—1996).

В 1988 г. сотрудник дальневосточного морского заповедника Е. Чубарь впервые обнаружила новый для России вид *L. tetragonum* (Thunb.) Bullock (кермек четырехгранный) на небольшом заповедном о-ве Фуругельма, который расположен на крайнем юго-западе Приморского края, в заливе Петра Великого (Японское море), в нескольких десятках км от морской границы с КНДР, на 42°28′ с. ш., ок. 131° в. д.). Растения были найдены на двух южных мысах этого острова, где они росли небольшими группами на отвесных приморских скалах (Горовой, Чубарь, Волкова, 1999). Основной ареал *L. tetragonum* охватывает острова Хонсю (юг), Сикоку и Кюсю и южную часть п-ова Корея (Ohwi, 1965; Lee, 1996). Ближайшее его местонахождение, как было установлено нами, расположено в центральной части п-ова Корея, на 38° с. ш., 126°30′ в. д., приблизительно в 500 км от о-ва Фуругельма: «КНДР, зап. побережье Желтого моря, в 20 км от г. Кэссон, 19 X 1958, И. В. Грушвицкий; там же, 26 X 1958, З. И. Гутникова» (VLA). Существенный отрыв от основного ареала, необычная экология (в Японии кермек растет на сырых приморских лугах — маршах, образуя крупные заросли) и малочисленность популяций *L. tetragonum* на о-ве Фуругельма наводили на мысль о его недавнем заносе птицами. Об этом свидетельствует тот факт, что остров расположен на пути миграции перелетных птиц, а его крутые скалистые берега являются местом гнездования некоторых пернатых из южных широт.

18 октября 2003 г. во время проведения полевых работ в Шкотовском р-не Приморского края *L. tetragonum* неожиданно был обнаружен нами на морской террасе бухты Суходол (Уссурийский залив, Японское море), в 2—3 км южнее устья р. Суходол, между поселками Речица и Царевка, ближе к первому, на 43°10′ с. ш., 132°20′ в. д., почти в 100 км к северо-востоку от о-ва Фуругельма (см. рисунок).



Распространение *Limonium tetragonum* в Южном Приморье.

1 — известное местонахождение, *2* — новые местонахождения.

Эта вторая находка в России и первая на материковой части российского Дальнего Востока.

На приморской равнине широкой бухты Суходол, занятой луговой растительностью и зарослями тростника, растения кермека встречались небольшими (площадью от 1 до нескольких квадратных метров) группами на обводненных земляных кочках и илово-песчаных приподнятых участках у озерков — стариц, образовавшихся на месте бывших речных проток, отделенных от моря песчано-галечниковой полосой.

В 2004 г. при тщательном обследовании бухты Суходол были выявлены новые популяции кермека вблизи устья р. Петровка, впадающей в бухту Суходол (между деревнями Царевка и Петровка). Наиболее крупные заросли кермека расположены на правом берегу р. Петровка, вблизи ее устья. В лиманной части р. Петровка, занятой сырыми злаково-разнотравными лугами и зарослями тростника, кермек растет вдоль берега реки по бровкам, у самого уреза воды и на террасе — по старым осушенным руслам, мочажинам и понижениям с разреженной растительностью, на сизоватых песчано-илистых почвах, подстилаемых галькой, образуя монодоминантные группировки в виде узких продольных полос или более-менее крупных пятен, иногда насчитывающих несколько сотен и даже тысяч особей. Рядом с *L. tetragonum* растут типичные приморские галофиты — *Atriplex patens*, *Lathyrus japonicus*, *Leymus mollis*, *Salicornia europaea*, *Salsola komarovii*, *Spergularia marina*, *Suaeda heteroptera*, *S. glauca* (реже), *Triglochin maritimum*, *Tripolium vulgare*, а также такие луговые и лугово-болотные растения, как *Calamagrostis langsdorffii*, *Phragmites australis*, ряд видов родов *Juncus*., *Carex* и др. Условия обитания кермека в Шкотовском р-не Приморского края напоминают японские марши, но в Японии это двулетнее растение, тогда как в наших условиях — многолетник, монокарпик. Часто заросли кермека состоят преимущественно из ювенильных (розеточных) особей разного возраста либо из генеративных особей, по краю которых в конце вегетационного периода образуется густой покров из розеток — однолеток с 3 (5) листьями величиной 1.5—2.5 (5) см. В стадии розетки растение живет 3—4 года, накапливая энергию для развития монокарпического побега. У взрослых генеративных растений развивается 1—9 разветвленных в соцветии побегов 20—70 см выс., 17 (21) розеточных листьев 10—15 (18) см дл. и мощный стержневой корень 10—12 см дл., 1—2.5 см в диам. Цветет во второй половине июля—августе, плоды созревают в октябре и сохраняются на побегах до следующего вегетационного сезона.

Плодоношение и качество семян определяются погодными условиями и активностью насекомых-опылителей. Для растений с о-ва Фуругельма отмечались высокая степень стерильности цветков, слабое плодоношение и недоразвитие семян (Горовой и др., 1999). В бухте Суходол Шкотовского р-на кермек обыкновенно цветет и плодоносит обильно. Однако часть цветков все же формирует неполноценные семена или они не завязывают их совсем. Нами проведены опыты по определению всхожести семян и прослежено развитие проростков на начальных этапах онтогенеза. Семена урожая 2004 г. (100 штук) в конце января, после трех месяцев хранения в лабораторных условиях, без выборки и стратификации были высеяны в чашках Петри на фильтровальной бумаге при комнатной температуре 22—23°. Первые всходы появились на 2—3-й день, а к концу первой недели всхожесть семян составила от 60 до 80 %. В течение первой недели развились 2 семядоли продолговатой формы, 0.7—1.2 см дл., 1—2 мм шир., гипокотиль около 5 мм дл., зародышевый корешок до 1.5 см дл., белый, нитевидный. В тех же лабораторных условиях всходы были перенесены из чашки Петри в переувлажненную почву. Первый настоящий лист появился через 3 недели после посева семян, а спустя 2 месяца у большинства проростков образовалось по 3 листа. К концу первого вегетационного сезона в розетке развилось до 5 листьев 1.5—2.5 (4) см дл., 0.7—1.2 см шир., обратнояйцевидных или лопатовидных, с гладкой, без заметных жилок пластинкой, переходящей в тонкий черешок, равный по длине листовой пластинке. Опыты по определению качества и всхожести семян были повторены со свежесобранным материалом. Собранные в октябре 2005 г. семена без прохождения периода покоя и какой-либо предварительной обработки были высеяны на фильтровальную бумагу в чашке Петри и параллельно — на переувлажненную поверхность почвы. В первом случае всхожесть семян составила 80 %, а в грунте первые всходы появились на 2—3 дня позже, и всхожесть семян оказалась немного ниже, но достаточно высокая — 70 %. В естественных условиях наблюдался высокий процент выпадения проростков в начале своего развития, особенно в результате продолжительного пребывания в воде в период весеннего и осеннего половодья.

Полученные данные по экологии и жизнеспособности семян свидетельствуют о естественном произрастании вида на юге Приморского края, а фрагментарность его местообитаний подчеркивает их реликтовость. Новые находки кермека продвигают границу распространения *L. tetragonum* почти на 5 градусов к северу от крайней точки на п-ове Корея и почти на 1 градус от о-ва Фуругельма.

Биотопы *L. tetragonum* расположены в зоне рекреации и претерпевают сильнейший антропогенный прессинг. Со временем вид в этом месте может исчезнуть, если не принять срочных мер по охране его местообитаний.

Собранные образцы *L. tetragonum* хранятся в Гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН — VLA (г. Владивосток), а дублеты — в Гербариях Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН — МНА (г. Москва) и в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН — LE (г. Санкт-Петербург). 1. Приводим этикетки: «Приморский край, Шкотовский р-н, пос. Речица, бухта Суходол, на морской террасе, у озера-старицы, на обводненных кочках, мелкими группами, 18 X 2003 г., Н. С. Павлова»; 2. «Шкотовский р-н, между поселками Речица и Царевка (ближе к последнему), на приморской равнине бухты Суходол (вблизи впадения в нее р. Петровки, на правобережье), по старым, периодически затопляемым, временным водотокам, в 50—70 м от моря, более-менее крупные группы, 4 IX 2004 г., она же»; 3. «Шкотовский р-н, пос. Петровка, левый берег р. Петровки, в 2—3 км от устья реки, по краю протоки (у воды) и на приречной террасе, среди луговин и зарослей тростника на открытых не заросших местах, отдельными пятнами, 31 X 2004 г., она же»; 4. «Там же, левый берег р. Петровки, возле устья реки, на песчано-галечниковом берегу, в 10—20 м от зоны прилива, а также по краю мочажин и периодически затопляемых понижений; местами крупные заросли, 19 X 2005 г., она же».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горовой П. Г., Чубарь Е. А., Волкова С. А. Новый для флоры российского Дальнего Востока род *Limonium* (*Limoniaceae*) и новый для флоры России вид *L. tetragonum* // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 7. С. 144—147.

Линчевский И. А. Род кермек — *Limonium* Mill. // Флора СССР. Л., 1952. Т. 18. С. 411—467.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1985—1996. Т. 1—8.

Lee Y. N. Flora of Korea. Seoul, 1996. 1248 p. (на кор. яз.).

Ohwi I. Flora of Japan. Washington, 1965. 1067 p.

SUMMARY

New localities of *Limonium tetragonum* are found in Shkotovo district of the Maritime Territory, namely at the Sukhodol Bay (the Sea of Japan). Its ecology and seed viability are discussed.

КОЛЛЕКЦИИ

УДК 579

© А. П. Сухоруков

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ВИДОВ РОДА *CORISPERMUM* (*CHENOPODIACEAE*) СРЕДНЕЙ АЗИИ, ХРАНЯЩИЕСЯ В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

A. P. SUKHORUKOV. THE TYPE SPECIMENS OF THE GENUS *CORISPERMUM* (*CHENOPODIACEAE*) SPECIES FROM THE MIDDLE ASIA KEPT IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE RAS (LE)

Биологический факультет Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова,
кафедра высших растений
119992 Москва, Воробьевы горы
E-mail: suchor@mail.ru

Поступила 09.03.2006

Цитируются типовые образцы видов рода *Corispermum*, описанных из Средней Азии. Для ряда таксонов (*C. aralo-caspicum*, *C. laxiflorum*, *C. piliferum*) выбраны лектотипы, для *C. papillosum* — неотип. Процитированы типы *C. heptapotamicum*, *C. hilariae*, *C. pamiricum*. Типовой материал *C. gelidum* представлен изотипом, *C. korovinii* — синтипами.

Ключевые слова: *Corispermum*, лектотипификация, Средняя Азия.

Род *Corispermum* L. является одним из самых сложных в таксономическом отношении родов в сем. *Chenopodiaceae*. Дигностика видов рода строится главным образом на признаках строения плода как единицы диссеминации. В процессе карпологического изучения представителей рода и выявления структурных вариаций плодов наряду с основными коллекциями мы просмотрели типовой материал, хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН), в том числе из Среднеазиатского Сектора, выделенный В. П. Бочанцевым. В настоящее время каталогизация типов таксонов из сем. *Chenopodiaceae*, в том числе по роду *Corispermum*, существует для центральноазиатского сектора БИН (Каталог..., 2000). Для многих таксонов рода, описанных с территории Средней Азии в первой половине XX в., не был указан тип (Ильин, 1929), и необходимая в таких случаях лектотипификация почти для всех видов до сих пор не осуществлена (Ильин, 1936а, б; Пратов, 1972; Меницкий, 1994; Мосякин, 1996; Hedge, 1997). Ниже приводится список хранящихся в LE типовых образцов таксонов рода *Corispermum*, описанных из Средней Азии; для многих из них проведена лектотипификация.

1. *Corispermum aralo-caspicum* Iljin, 1929, Изв. Главн. бот. сада 28, 5—6 : 637.

Lectotypus (Сухоруков, hoc loco): [Астраханская обл.], Бугристые пески близ пос. Нижний Баскунчак, 19 IX 1926, N 1678, собр. М. М. Ильин (LE, sub nom. *C. laxiflorum* Schrenk subsp. *autumnale* Iljin f. *latibracteatum* Iljin in sched.; cum syntypo).

По протологу: «Prope lac. Baskuntschak, 19 IX 1926, N 1678, leg. M. Iljin et G. Grigoriev».

2. *C. gelidum* Iljin, 1936, во Фл. СССР 6 : 875.

Typus: [Tadzhikistania], In ditione lacuum Rang-kul, prope vallem Zor-Burljuk, 29 VIII 1935, H. Raikova (TASH, isotypus — LE).

3. *C. heptapotamicum* Iljin, 1936,[1] Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 3 : 165.

Typus: [Казахстан], Семиреченская область, Копальский уезд, между Чингильды и Илийским, 16 VIII 1909, N 2448, собр. А. Михельсон (LE).

По протологу: «Distr. Kopal. Inter Czingildy et pagum Ilijskoe, 16 VIII 1909, N 2448, leg. A. Michelson».

4. *C. hilariae* Iljin, 1936, во Фл. СССР 6 : 874.

Typus: [Tadzhikistania], Murgab, locus Boguczi, in valle fl. Ak-su, 30 VIII 1934, N 247, H. Raikova (LE).

Цитированный здесь тип *C. hilariae* был выделен М. М. Ильиным в протологе, с указанием, что данный экземпляр находится в Ташкенте. Однако, как мы выяснили, он хранится в LE, а ташкентский экземпляр [Таджикистан, Восточный Памир, Мургабский р-н, урочище Богучи в долине р. Аксу (в 15 км от горы Мургаб), склон древней речной террасы по терескеннику, 28 VIII 1935, И. Райкова (TASH)], обозначенный как тип, является в действительности паратипом.

Опечаткой в протологе следует считать дату сбора («32 VIII»).

5. *C. korovinii* Iljin, 1929, Изв. Главн. бот. сада 28, 5—6 : 641.

Лектотип, обозначенный М. М. Ильиным во «Флоре СССР» (1936а), находится в гербарии Научно-производственного центра «Ботаника» АН Республики Узбекистан: Закрепленные пески к югу от пос. Чаудар (?Чандыр) юго-восточнее г. Каракуль Бухарской обл., 30 IV 1915, N 4602, М. Культиасов (TASH). В LE лежат два синтипа: 1) [Казахстан], Семиреченская обл., [пос.] Илийское на р. Или, 29 VI 1903, N 2981, В. Липский; 2) [Казахстан], Семиречье, Талды-Курганский уезд, район между р. Караталом и озерами Уч-куль, возвышенность Сарой, песчаная степь у родника Кос-кудук, 21 VIII 1928, N 1551, Н. В. Шипчинский.

6. *C. laxiflorum* Schrenk, 1843, Изв. Акад. наук (СПб.), сер. физ.-мат. I : 361.

Lectotypus (Сухоруков, hoc loco): [Kasachstania], Songaria, Flussandhügel am Sary-su, 29 VII 1847, leg. A. Schrenk (LE).

По протологу: «In locis arenosis ad fluvium Saryssu».

7. *C. pamiricum* Iljin, 1936, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. I, 3 : 165.

Типом следует считать образец, процитированный в протологе: [Tadzhikistania], Buchara, prov. Wachan, in valle fl. Pamir pr. castellum Lingar-Gischt, 9500′ ca, in glareosis ripariis, 27 VII 1901, N 3217, leg. Th. Alexeenko (LE, cum isotypo N 3216).

8. *C. papillosum* (O. Kuntze) Iljin, 1929, Изв. Главн. бот. сада: 28, 5—6 : 638. — *C. hyssopifolium* L. var. *papillosum* O. Kuntze, 1887, Тр. Петерб. бот. сада 10, 1 : 232.

При первоописании разновидности *C. hyssopifolium* L. var. *papillosum* O. Kuntze изученные О. Кунце образцы («Turkmenen-Steppe») не были процитированы и, видимо, в отечественных гербариях не сохранились.

---

[1] Этот выпуск журнала со статьей М. М. Ильина, где были описаны два вида из рода *Corispermum* (*C. heptapotamicum* и *C. pamiricum*), сдан в набор и датируется 1936 г., но подписан к печати 5 II 1937 г.

В LE лежит образец, на котором имеются 2 растения, собранные в разное время из одного и того же местонахождения: [Туркменистан], пров. Бухара, Фараб, пески, 16 IV и 28 V 1900, собр. Н. Андросов (по Ильину, цит. соч.: Farab, 16 IV et 28 V 1900, leg. N. Androssov). По морфологическим признакам верхнее растение с незрелыми плодами (собранное 16 IV) представляет собой *C. lehmannianum* Bunge. Это мнение подтверждено и анатомическими срезами плода, взятого с этого растения и не имеющего папилл (в отличие от *C. papillosum*) в наружном слое прикарпия.

Мы выбираем неотип *C. papillosum*:

Neotypus (Сухоруков, hoc loco): нижнее растение с папиллозными плодами с экземпляра, собранного в провинции: Бухара, Фараб, пески, 16 IV и 28 V 1900, собр. Н. Андросов (LE).

9. *C. piliferum* Iljin, 1929, Изв. Главн. бот. сада 28, 5—6 : 642.

Lectotypus (Сухоруков, hoc loco): [Узбекистан], Ферганская обл., Андижанский уезд, долина Нарына близ оврага Шинг-сай, песчаные скопления, 24 VII 1911, N 1558, собр. О. Э. Кнорринг и З. А. Минквиц (LE, cum isolectotypo).

По протологу: «Turkestan, Fergana, distr. Andishan, in valle fl. Naryn prope Schinsaj, arenae, 24 VII 1911, N 1558, leg. O. Knorring et Z. Minkvitz».

Благодарности

Автор благодарит У. П. Пратова, Х. К. Хайдарова за присланные этикетки типовых образцов по роду *Corispermum*, хранящихся в НПЦ «Ботаника» Республики Узбекистан (TASH), и Т. В. Егорову за ценные советы при составлении рукописи настоящей статьи.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 04-04-49010 и 05-04-49143).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильин М. М. Новые виды рода *Corispermum* // Изв. Главн. бот. сада. 1929. Т. 28. Вып. 5—6. С. 637—654.

Ильин М. М. Chenopodiaceae // Флора СССР / Под ред. Б. К. Шишкина М.; Л., 1936а. Т. 6. С. 2—354.

Ильин М. М. Новые солянковые флоры СССР // Тр. Бот. инст. АН СССР. Сер. 1. 1936б. Вып. 3. С. 157—165.

Каталог типовых образцов сосудистых растений Центральной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института имени В. Л. Комарова (LE) / Под ред. В. И. Грубова. СПб., 2000. 236 с.

Меницкий Ю. Л. Конспект видов семейства *Chenopodiaceae* флоры Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 105—114.

Мосякин С. Л. Род *Corispermum* L. // Флора Восточной Европы / Под ред. Н. Н. Цвелёва. СПб., 1996. Т. 9. С. 63—69.

Пратов У. П. Семейство *Chenopodiaceae* // Определитель растений Средней Азии / Под ред. А. И. Введенского. Ташкент, 1972. Т. 3. С. 29—137.

Hedge I. Corispermum // K.-H. Rechinger (ed.). Flora Iranica. Graz, 1997. N 172. P. 110—113.

SUMMARY

The type specimens of the genus *Corispermum* species from the Middle Asia kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) are cited. The lectotypes of several taxa (*C. aralo-caspicum*, *C. laxiflorum*, *C. piliferum*) and the neotype of *C. papillosum* are designated. The type specimens of *C. heptapotamicum*, *C. hilariae* and *C. pamiricum* are cited. *C. gelidum* is represented by an isotype, and *C. korovinii* by syntypes.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© Р. В. Камелин, Н. П. Литвинова, О. В. Чернева, Н. Н. Цвелёв

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ СЕРГЕЕВИЧА ИКОННИКОВА (1931—2005)

R. V. KAMELIN, N. P. LITVINOVA, O. V. CHERNEVA, N. N. TZVELEV.

SERGEY SERGEEVICH IKONNIKOV (1931—2005): IN MEMORIAM

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 21.03.2006

В середине июля 2005 г. в Ботанический институт им. В. Л. Комарова (БИН) РАН пришло известие, что после похода в лес за ягодами в Лужском р-не Ленинградской обл. пропал без вести С. С. Иконников. Последний раз его видели 12 июля 2005 г. Его искали, но не нашли. И лишь в октябре его останки обнаружили на одном болоте, он присел отдохнуть, и, видимо, не выдержало сердце. Случилось это на 75-м году жизни.

С. С. Иконников, москвич по рождению, в Москве окончил школу и поступил на географический факультет Московского государственного университета (МГУ), где специализировался как геоботаник (биогеограф), а параллельно прошел полный курс ботаники на биофаке МГУ. В 1953—1954 гг. он проходил производственную практику на Восточном Памире (под руководством К. В. Станюковича, директора Памирской биологической станции, тогда еще Таджикского филиала АН СССР). Диплом он защитил по растительности и флоре массива Акташ на юге Восточного Памира. Сразу по окончании университета он был направлен на Памир к тому же наставнику. На памирской биостанции С. С. проработал 13 лет, ежегодно летний сезон проводя в экспедициях, а зимой — работая в Ленинграде в БИН, как и большая часть сотрудников станции. В 1958 г. он принимал участие в знаменитой Комплексной экспедиции АН СССР по поиску снежного человека, которой руководил К. В. Станюкович, где С. С. обследовал особо малодоступные районы выше и вдоль Сарезского оз. Собрав огромную коллекцию, а также исследовав весь памирский материал, накопленный в Ленинграде и Ташкенте, С. С. стал по существу единственным знатоком флоры Памира во всем объеме и уже в 1960 г. защитил кандидатскую диссертацию «Состав и анализ флоры Памира».

С. С. Иконников был замечательным ботаником и ему довелось сделать для нашей науки очень много. Немногие флористы могут еще при жизни гордиться, что они выполнили свой долг в науке, передав свое знание молодым. С. С. по праву сознавал это в конце своей жизни. Ведь он написал два определителя растений: сначала собственно Памира (Восточного), а затем и Бадахшана (Западного Памира). По ним и сейчас проходит вся практика студентов первого на Памире Хорогского университета. И большая половина научных трудов С. С. посвящена растительному покрову Памира и Алая — высочайших гор СССР. Это и серия дополнений к составу флор Памира и Бадахшана, это и очерки растительности и флоры отдельных

С. С. Иконников. Конец апреля 2005 г.

регионов высокогорий Памира и Алая (в том числе труднодоступных рек Каинды, Саук-Дары, Джаушангоз, Кызыл-Эшме). На Памире С. С. занимался и выращиванием в питомнике дикорастущих растений из высокогорий Памира, Бадахшана и Алая, опубликовав итоги изучения более 200 видов в культуре и испытания прорастания семян памирских растений. В коллективе памирских ботаников и физиологов растений С. С. был единственным знатоком флоры и пользовался большим авторитетом. Но Памирская станция постепенно меняла направление работ, оттуда стали уходить петербургские ботаники, а таджикистанские ботаники, и в том числе его наставник К. В. Станюкович, не захотели передать С. С. руководство станцией. К тому же и годы, проведенные на Памире, начали сказываться на здоровье. В 1969 г. С. С. перешел по конкурсу на работу в БИН, в Лабораторию систематики и географии растений, которой руководил Ан. А. Федоров. Здесь С. С. поручили исполнять обязанности секретаря редакции многотомной сводки «Флора европейской части СССР», а сам С. С. начал более детально заниматься систематикой сем. *Caryophyllaceae.* Он опубликовал серию работ, преимущественно по номенклатуре ряда родов, ранее выделявшихся из состава крупных родов семейства, а затем не принимавшихся монографами семейства, описал и сам несколько новых родов, ряд родов этого семейства обработал и для «Флоры Восточной Европы». Он был убежденным сторонником необходимости разделения крупных родов на более естественные немноговидовые, и в этом отношении проработал немало забытых ботанических работ XVIII—XIX вв., хранящихся в библиотеке БИН. Но, кроме того, ему пришлось в ряде случаев обрабатывать и различные группы из других семейств по мере подготовки к печати очередных томов «Флоры европейской части СССР» (а затем — «Флоры Восточной Европы»). Наряду с тем он продолжал ежегодно ездить в экспедиции, преимущественно с геоботаниками (в первую очередь, с его женой Г. М. Ладыгиной), где С. С. собирал, как правило, очень обильный материал, а также обрабатывал сборы геоботаников и, следовательно, требовал с них качественного гербария для геоботанических описаний. Продолжал он изучать и флору Бадахшана, в том числе и после опубликования определителя по этому региону. Довольно поздно, в 1992 г. он защитил докторскую диссертацию по опубликованным работам «Флора Бадахшана и Памира».

С. С. Иконников был замечательным, истовым коллектором. Он собрал огромный по объему гербарный материал (вместе со сборами геоботаников, с которыми он работал, это, видимо, около 35 000 листов, не считая эксикатного материала). Он описал по своим сборам некоторое количество новых видов, кое что описали по его сборам и в его честь другие, но бóльшая часть этого гербария пока критически не обработана (к счастью, она вся этикетирована). Бóльшая часть этого гербария уникальна, собрана в очень труднодоступных местах.

Была у С. С., кроме ботаники, и еще одна страсть. Он любил и прекрасно знал историю. Он детально знал историю России, историю ее столиц, в Москве и Петербурге знал все древности, дворцы и храмы, кладбища, где он находил могилы знаменитых некогда ботаников, географов и других ученых (или выяснял их судьбу), с удовольствием посещал различные выставки, ездил на тематические экскурсии. Он был и страстным книголюбом, у него собралась богатая библиотека по истории, он сохранил и немало старых книжек, некогда выбрасывавшихся из библиотеки БИН как дублетные. Но в ботанике исторические интересы С. С. начали сказываться лишь в последние 20 лет его жизни. Он (обычно с соавторами) написал 18 статей о ботаниках, в том числе о тех, кто был связан с Памиром.

Сергей Сергеевич был очень общителен, любознателен, обычно очень добродушен, любил сделать что-нибудь приятное и старался помочь, особенно пожилым людям. Можно сказать, это был тот самый, почти выведшийся ныне, тип характера настоящего, не испорченного заботами о карьере или деньгах москвича. В последние годы он часто оппонировал докторские и кандидатские диссертации, как правило, заранее общаясь с защищающимися, давая им ценные советы, выслушивая их комментарии по замеченным им недочетам. И, если он брался за оппонирование, его отзыв всегда был положительным, вдохновляющим диссертанта.

Благодарная память о Сергее Сергеевиче навсегда останется в сердцах знавших его людей. А сделанное им в науке и, прежде всего, в познании растительного мира гор Средней Азии еще долго будет служить новым поколениям исследователей.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

© И. А. Шанцер

C. PUFF, K. CHAYAMARIT, V. CHAMCHUMROON. *RUBIACEAE* OF THAILAND. A PICTORIAL GUIDE TO INDIGENOUS AND CULTIVATED GENERA. BANGKOK, 2005. 245 p. + VII. (*К. ПУФФ, К. ЧАЙАМАРИТ, В. ЧАМЧУМРУН. RUBIACEAE* ТАИЛАНДА. ИЛЛЮСТРИРОВАННОЕ РУКОВОДСТВО ПО ПРИРОДНЫМ И КУЛЬТИВИРУЕМЫМ РОДАМ. БАНГКОК, 2005. 245 с. + VII)

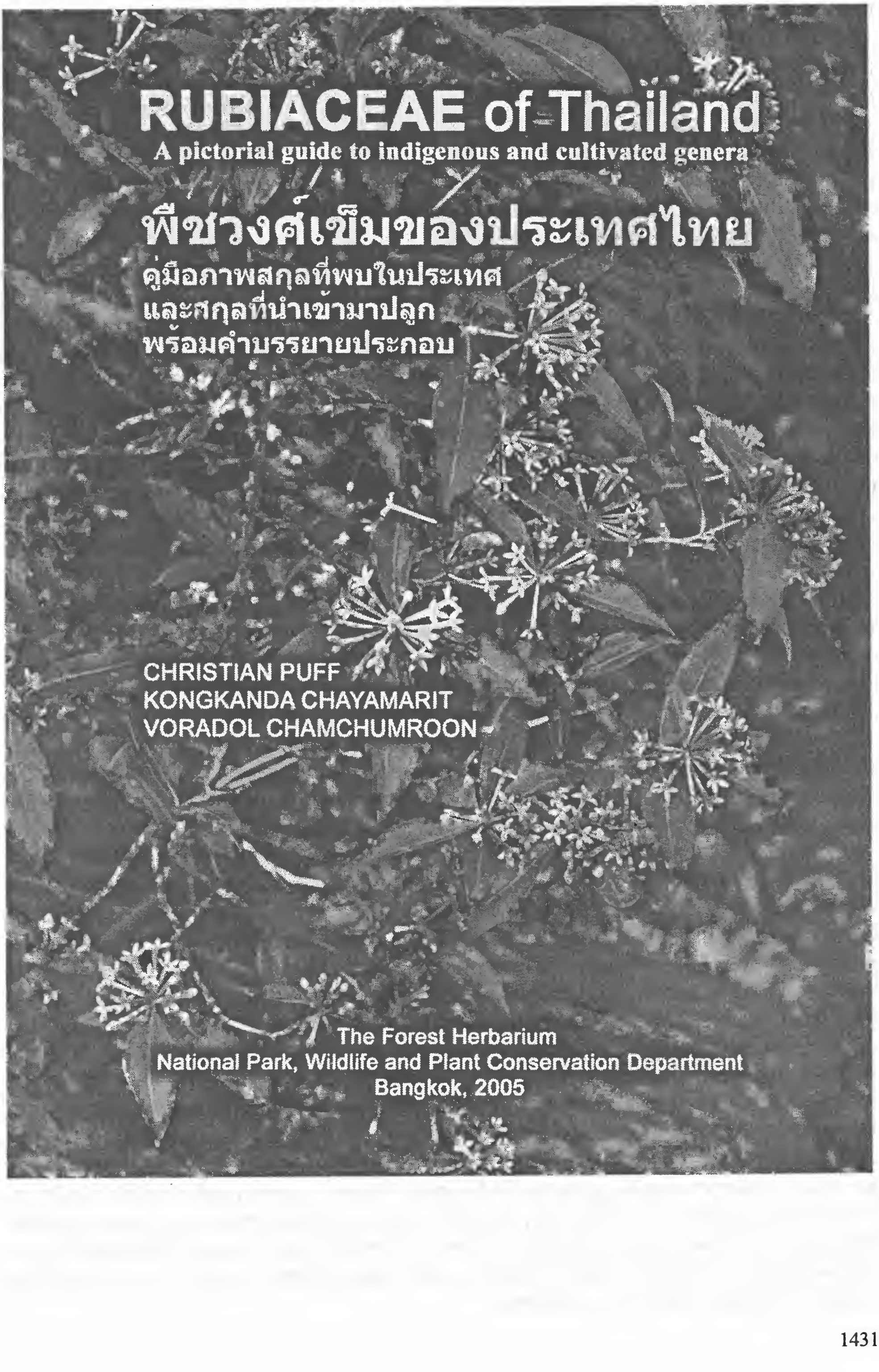
I. A. SCHANZER. *C. PUFF, K. CHAYAMARIT, V. CHAMCHUMROON.* *RUBIACEAE* OF THAILAND. A PICTORIAL GUIDE TO INDIGENOUS AND CULTIVATED GENERA. BANGKOK, 2005. 245 p. + VII.

Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН
127276 Москва, Ботаническая ул., 4
E-mail: ischanzer@mail.ru
Поступила 21.03.2006

Всякий работавший с тропической флорой сталкивался с трудностями, которые вызывает определение таксонов *Rubiaceae*, одного из крупнейших семейств цветковых растений, даже до уровня рода. Поэтому появление хорошо иллюстрированного пособия для определения родов семейства даже для отдельного региона — событие неординарное. Именно таким событием является вышедшая в 2005 г. в Бангкоке книга «*Rubiaceae* of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera», с подробными описаниями и фотоиллюстрациями 87 (из 107 известных для региона) родов семейства.

Книга написана одним из крупнейших специалистов по сем. *Rubiaceae* профессором Венского университета C. Puff. Фотографии, использованные в качестве иллюстраций, были накоплены им в течение 20 лет полевых исследований в Таиланде. Соавторы, тайские коллеги K. Chayamarit, директор Forest Herbarium в Бангкоке и V. Chamchumroon, бывший аспирант C. Puff, подготовили параллельный текст книги на тайском, представляющий собой несколько сокращенный перевод английского текста. Книгу можно рассматривать как иллюстрированное дополнение к готовящейся обработке *Rubiaceae* для «Flora of Thailand». В первую очередь, она, конечно, ориентирована на местных тайских ботаников и студентов биологических специальностей, но английский текст и великолепные иллюстрации позволяют использовать ее всем интересующимся флорой Таиланда, а в определенной мере и всего Индокитая.

Книгу предваряет краткое предисловие, за которым следует обширный вводный раздел «General notes on Thai *Rubiaceae*» (стр. 1—41). В нем после общей характеристики семейства и указания на роды других семейств, чаще всего неверно идентифицируемые как представители *Rubiaceae* (*Corallia* и *Gynotroches* из *Rhizophoraceae*, *Memecylon* из *Memecylaceae*, некоторые виды *Eugenia* и *Syzygium*



RUBIACEAE of Thailand

A pictorial guide to indigenous and cultivated genera

พืชวงศ์เข็มของประเทศไทย

คู่มือภาพสกุลที่พบในประเทศ
และสกุลที่นำเข้ามาปลูก
พร้อมคำบรรยายประกอบ

CHRISTIAN PUFF
KONGKANDA CHAYAMARIT
VORADOL CHAMCHUMROON

The Forest Herbarium
National Park, Wildlife and Plant Conservation Department
Bangkok, 2005

из *Myrtaceae* и *Mitrasacte* из *Loganiaceae*), в нескольких подразделах подробно характеризуются жизненные формы, особенности морфологии и экологии различных родов семейства. При описании жизненных форм разбирается архитектура побеговых систем, особо отмечаются роды, обладающие шипами побегового происхождения. Отдельно описываются специализированные жизненные формы, такие как эпифитные клубневые мирмекофиты (*Hydnophytum*, *Myrmecodia*), эпифиты (*Neohymenopogon*, *Schradera*), реофиты (*Kailarsenia* и некоторые *Ixora*), а также редкие в тропиках геоксильные полукустарнички (*Aphenandra* и некоторые другие). Все жизненные формы иллюстрированы отличными фотографиями. В других подразделах рассматриваются особенности строения частей растений, дающие наиболее надежные признаки для идентификации родов и видов: листья, включая прилистники, цветки, соцветия и плоды. Отдельный подраздел посвящен экологии опыления, в том числе широко распространенным среди *Rubiaceae* гетеростилии и вторичному переношению пыльцы.

Основная часть книги состоит из двух больших разделов, посвященных родам местной флоры и культивируемым представителям *Rubiaceae*. Ориентируясь на широкий круг читателей, авторы отказались от расположения родов в соответствии с современной филогенетической системой семейства. По этой же причине в книге не приводится текстового ключа для определения родов, который с неизбежностью был бы перегружен техническими терминами. Природные (индигенные) роды сгруппированы в четыре подраздела: 1) деревья, деревца и кустарники; 2) лианы; 3) эпифиты и мирмекофиты и 4) травы. Культивируемые роды описаны в двух подразделах: 1) декоративные растения и 2) пищевые и лекарственные растения.

Описанию каждого рода посвящена одна, реже две страницы, при этом фототаблицы с иллюстрациями располагаются всегда на противоположной тексту странице, что делает пользование книгой очень удобным. Текст содержит подробное описание рода и краткие характеристики (основные диагностические признаки и особенности экологии) видов, представленных на фотографиях. В пределах каждого из подразделов роды сгруппированы по легко наблюдаемым в природе признакам, таким как форма соцветия, однако явно близкородственные роды сгруппированы вместе. Например, вначале идут древесные роды, характеризующиеся головчатыми шаровидными соцветиями: *Mitragyna*, *Anthocephalus*, *Adina*, *Haldina* и *Neonauclea*, за ними следуют роды с крупными одиночными цветками: *Gardenia*, *Kailarsenia* и *Rothmannia* и т. д. На фотографиях, как правило, представлен и общий облик растения, и снятые крупным планом соцветия, цветки и плоды. В целом на фотографиях отражено и внутривидовое морфологическое разнообразие, особенно у таких крупных полиморфных травянистых родов, как *Argostemma*, *Ophiorrhiza*, *Hedyotis* и *Oldenlandia*. Всего в книге проиллюстрировано около 150 видов из примерно 600, приводимых для флоры Таиланда. Не все растения, приведенные на фототаблицах, определены до вида, что связано с незавершенностью таксономической обработки семейства.

Сем. *Rubiaceae* широко используется в озеленении населенных пунктов Таиланда. Поэтому отдельный раздел книги посвящен культивируемым представителям семейства. Информация о растениях и фотографии здесь располагаются по той же схеме, что и для видов природной флоры. Из декоративных растений в этой части книги приводятся культивары родов *Mussaenda*, *Pseudomussaenda*, *Ixora*, *Gardenia*, *Hamelia*, *Rondeletia*, *Carphalea*, *Pentas* и *Serissa*. В отдельный небольшой раздел выделены 3 сельскохозяйственных вида: кофе (*Coffea arabica* и *C. canephora*) и хинное дерево (*Cinchona calisaya*).

Крайне полезен приведенный в конце книги список, состоящий из 50 преимущественно таксономических работ по сем. *Rubiaceae*, включающий в том числе многие вышедшие за последнее время ревизии отдельных родов, которые могут быть полезными при определении коллекций растений тропической Азии. В целом книга представляет собой прекрасное руководство по родам мареновых флоры Таиланда, особенно полезное для полевого определения растений.

ХРОНИКА

УДК 06.053

© Н. И. Стрельникова,[1] С. И. Генкал,[2] Р. М. Гогорев[3]

IX ШКОЛА ДИАТОМОЛОГОВ (БОРОК, 13—16 СЕНТЯБРЯ 2005 г.)

N. I. STRELNIKOVA, S. I. GENKAL, R. M. GOGOREV. THE IX WORKSHOP DIATOMOLOGISTS (BOROK, SEPTEMBER 13—16, 2005)

[1] Санкт-Петербургский государственный университет
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
[2] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
[3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.01.2006

IX Школа диатомологов России с международным участием состоялась 13—16 сентября 2005 г. в пос. Борок Ярославской обл. на базе Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ), под эгидой Русского ботанического общества и Гидробиологического общества РАН. Школа была финансово поддержана президиумом РАН в рамках Целевой программы «Поддержка молодых ученых в 2005 г.» и Программы проведения международных и национальных конференций, симпозиумов, съездов.

В работе Школы по теме «Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей» участвовали 65 специалистов из 6 стран: Белоруссия (Минск), Украина (Киев), Казахстан (Алмата, Костанай), Венгрия (Göd), Чехия (Trebon); Россия была представлена специалистами из 18 городов (Барнаул, Борок, Брянск, Владивосток, Екатеринбург, Иркутск, Казань, Калининград, Москва, Оренбург, Пермь, Петрозаводск, Петропавловск-Камчатский, С.-Петербург, Тольятти, Тюмень). Было заслушано 52 доклада, в которых отражены результаты исследований на территории России от Калининграда до Камчатки и от Карелии до Черного моря, кроме того, были представлены сообщения по диатомовым Антарктиды и Иберийского п-ова. Доклады участников из стран ближнего зарубежья осветили состояние диатомологии в Белоруссии, Украине и Казахстане. Отрадно отметить, что более половины участников составили студенты, аспиранты и молодые специалисты, возрастной диапазон участников был от 17 до 75 лет.

На открытии Школы выступил директор ИБВВ **А. И. Копылов**, тепло приветствовавший собравшихся. Школа была посвящена двум юбилейным датам: 100-летию со дня рождения А. П. Жузе и 150-летию со дня рождения К. С. Мережковского. Доклад о жизни А. П. Жузе и ее вкладе в развитие диатомологии был подготовлен ее учениками (**Г. Х. Казарина, В. В. Мухина**) и последователями (**Э. П. Радионова, Т. В. Орешкина**) и представлен **Т. В. Орешкиной**. О непростой жизни К. С. Мережковского, его работах по диатомовым, которые привели к открытию симбиотической природы эукариотической клетки и теории двух плазм, рассказала **Н. И. Стрельникова**.

Информационные доклады о Международных совещаниях, состоявшихся в 2004 г., сделали **Г. В. Ковалева, Р. М. Гогорев** (18-й Международный диатомовый симпозиум, Польша) и **М. В. Усольцева** («Живая клетка диатомовых водорослей», к 100-летию со дня рождения А. П. Скабичевского, Иркутск).

По содержанию доклады Школы были разбиты на 3 секции — «Морфология и систематика», «Экология, география, флористика», «Биостратиграфия». На заседаниях секции «Морфология и систематика» было заслушано 13 докладов: по морфологической изменчивости диатомовых родов *Navicula* (**С. И. Генкал, М. С. Куликовский, А. С. Стенина**), *Aulacoseira* (**М. В. Усольцева, Е. В. Лихошвай**) и *Melosira* (**V. Houck, R. Klee**) видов *Pseudo-nitzschia delicatissima* (**Е. В. Запара**), *Synedra cyclopum* (**Е. В. Лепская**), *Stephanodiscus agassizensis* (**С. И. Генкал**), по систематике порядка *Chaetocerotales* (**Р. М. Гогорев**) и рода *Cyclotella* (**R. Klee, V. Houck**). В качестве стендовых докладов были представлены материалы по редким навикулоидным видам из горячих источников (**Н. Б. Балашова**), по морфологической изменчивости *Cyclotella ocellata* (**С. И. Генкал, Г. И. Поповская**), по размерной структуре популяции клеток *Aulacoseira* из района Обской губы (**Л. А. Семенова**) и новому представителю рода *Discotella* (**С. И. Генкал, Н. А. Бондаренко, Г. И. Поповская**).

Большой интерес вызвал доклад **Т. А. Щербаковой** «Некоторые современные данные по филогении и клеточной биологии диатомовых водорослей», в котором нашли отражение новые данные, полученные на основе молекулярно-генетического анализа. Во втором докладе «Обнаружение гена белка транспорта кремневой кислоты (SIT) у хризофитовой водоросли *Synura petersenii*» (**Ю. А. Масюкова, Д. П. Петрова, Т. А. Щербакова, Е. В. Лихошвай, М. А. Грачев**) был показан механизм извлечения кремния из окружающей среды и морфогенеза кремневых чешуек у золотистой водоросли.

Наиболее обширная секция «Экология, география, флористика» была представлена 17 устными и 13 стендовыми докладами, в которых охарактеризована флора разных типов континентальных водоемов.

Диатомовым озер были посвящены доклады **Г. В. Ким, Е. Ю. Митрофановой** — Телецкое озеро; **О. В. Бородулиной** — Кустанайская обл., **А. А. Свирид** — Березинский заповедник; **О. В. Анисимовой, В. И. Бамбеевой** — соленое озеро Большое Яшалтинское; **Е. С. Гусевой** — Владимирская обл.; **Н. Ю. Метелевой** — оз. Неро.

Диатомовые рек обсуждались в докладах **П. Г. Беляевой** — р. Вишера; **K. T. Kiss** с соавт. — реки Иберии; **С. Ф. Комулайнена** — урбанизированные реки Карельского перешейка; **Л. В. Токмана** — старицы р. Десна; **Е. В. Мальшаковой** — р. Сылва и Сылвинский залив Камского водохранилища; **Г. А. Киселева** — пойменные водоемы Нургушского заповедника; **М. М. Ярыгина, О. В. Анисимовой** — р. Пляхо.

Диатомовые водохранилищ и прочих искусственных водоемов были охарактеризованы: **С. К. Кожевниковым** — окрестности г. Рудного; **А. В. Лудиаковой** и др. — в черте г. Санкт-Петербурга; **О. Л. Романовой** — в черте г. Москвы; **Н. А. Зеленевской** — Саратовское водохранилище; **В. В. Соловьевой** — Горьковское и Рыбинское водохранилища. Доклады о диатомовых водорослях разнотипных водоемов представили: **В. Г. Девяткин** — водоемы Монголии; **Е. М. Танченко, О. В. Анисимова** — водоемы Курской обл.; **А. С. Нестерович** — водоемы Северо-Запада России; **Т. И. Яценко-Степанова, М. А. Муравьева** — водоемы степного Приуралья; **S. S. Barinova, E. Nevo** обсудили фитогеографические особенности диатомовых Израиля. Обзорный доклад о разнообразии диатомовых Челябинской области представили **М. И. Ярушина, Т. В. Еремкина**.

Сообщения о морских диатомовых водорослях были немногочисленны. Их представили: **Р. М. Гогорев** — биогеография видов порядка *Chaetocerotales*; **Г. В. Ковалева** — водоросли прибрежной зоны Азовского моря; **О. А. Дмитриева** — экология диатомовых водорослей Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря.

Большой интерес вызвали доклады **М. Ф. Дороховой** (диатомовые водоросли как индикаторы нефтяного загрязнения почв), **Л. Г. Корневой** (проблема биологических инвазий на примере диатомовых водорослей), **Л. В. Разумовского** (методика графического сопоставления структуры дитомовых водорослей для биомониторинга и палеоконструкций).

Приятным событием в работе Школы стало возрождение секции «Биостратиграфия», на которой было представлено 14 докладов (10 устных и 4 стендовых). О древних палеоценовых диатомовых водорослях, биостратиграфии, таксономии и палеообстановке рассказали **Т. В. Орешкина** (Ульяновское Поволжье) и **Э. П. Радионова** (Коркино, Челябинская обл.). Морские и континентальные неогеновые диатомовые водоросли, их биостратиграфия и значение для палеогеографических реконструкций были освещены в докладах **А. Ю. Гладенкова** (формация Милки Ривер, Аляска), **Г. К. Хурсевич, С. А. Феденя** (центрические диатомовые водоросли Байкала), **О. В. Лихачевой, Е. И. Черепановой, В. Е. Тумского** (диатомовые Приханкайской впадины), **И. Б. Цой** (диатомовые кайнозоя Японского и Охотского морей). Большая часть сообщений касалась диатомовых водорослей четвертичных отложений и их индикаторной роли для палеогеографии, палеоэкологии и палеоклиматологии: **С. В. Демидова** — диатомовые позднего плейстоцена Беларуси; **А. П. Ольштынская** — позднечетвертичные диатомовые Черноморского региона; **О. С. Олюнина** — голоценовые диатомовые болот Кольского п-ова; **О. В. Палагушкина, Д. К. Нургалиев** — голоценовые диатомовые донных отложений Аральского моря; **О. С. Олюнина, Е. И. Полякова, В. Е. Тумская** — диатомеи верхнего плиоцена — среднего плейстоцена Новосибирских островов; **С. П. Озорнина** — диатомовые позднекайнозойских отложений Корякии.

На заключительном заседании участники выразили благодарность оргкомитету и лично С. И. Генкалу за хорошую организацию деловой части и душевное тепло, которое объединяло всех участников в течение всего времени, проведенного в Борке, а также администрацию Института биологии внутренних вод за предоставленную возможность провести Школу в третий раз в Борке.

Резолюция, принятая участниками:

1. Провести следующую X Школу в 2007 г. в Минске (Беларусь) на базе Белорусского государственного педагогического университета им. М. Танка.

2. Рекомендовать заказные доклады-лекции по темам: молекулярно-генетические исследования, классификация экологических группировок диатомовых водорослей, обзор современных систем, принципы биогеографии.

3. Возобновить проведение семинаров между школами на следующие темы: методические вопросы изучения диатомовых водорослей, статистическая обработка результатов исследований и использование ботанической латыни в работе диатомологов.

4. Рекомендовать проведение на следующих Школах «круглых столов», организацию тематических рабочих групп.

5. Информировать администрацию по месту работы участников о необходимости сохранения коллекционного материала. Проблема сохранения коллекций как ископаемых, так и современных диатомей, сохранение типового материала стоит очень остро. В связи с этим на Школе принято решение о необходимости создания одного или нескольких центров единой коллекции, в которых можно было бы сохранить типовой материал. Ответственные по этому вопросу О. В. Анисимов (МГУ) и Р. М. Гогорев (БИН РАН).

6. Рекомендовать коллегам интенсивнее обмениваться информационными материалами и литературой.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 9)

	Стр.
PLANTAE FOSSILES	
Apocynophyllum borissovii Iljinskaja et Averyanova **sp. nov.**	1401
PLANTAE VASCULARES	
Prunus × rossica Eremin **sp. nov.**	1408
Ferula pimenovii Lazkov **sp. nov.**	1410

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2006. VOL. 91. N 9)

Page

Vasilevich V. I. Moist forb meadows in the North-Western European Russia 1313

COMMUNICATIONS

Genkal S. I., Popovskaya G. I., Bondarenko N. A. New data on morphology, ecology and distribution of *Stephanodiscus meyeri* (*Bacillariophyta*) 1329
Merkulova O. S. The lichens of Orenburg city 1334
Grigoryeva O. V. Developmental variability of morphological structures in *Draba hirta* (*Brassicaceae*) and its determinative factors 1341
Shibanova N. L. Some features of reproduction biology of orchids in the Middle Urals 1354
Kravtsova T. I. Cells with wall ingrowths in the pericarp and seed coat of the representatives of the *Urticaceae* 1369
Ashurmetov O. A., Japakova U. N., Matyunina T. E. Development of fruit and seed covers in *Calligonum junceum* (*Polygonaceae*) 1378
Nikiforova O. D. Ultrasculptural features of erem surface in the representatives of the genera *Myosotis*, *Trigonotis* and *Trigonocaryum* (*Boraginaceae*) 1389
Averyanova A. L. Addition to the Upper Eocene flora of the Akkezen' (North-Eastern Kazakhstan) 1394

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA

Eremin G. V. *Prunus rossica* (*Rosaceae*), a new hybridogenous species 1405
Lazkov G. A. A new species of the genus *Ferula* (*Umbelliferae*) from Kirgizstan 1410

FLORISTIC RECORDS

Portenier N. N., Solodjko A. S. Additions to the flora of Western Transcaucasia 1413
Pavlova N. S. On the record of *Limonium tetragonum* (*Limoniaceae*) in the continental part of the Maritime Territory 1420

COLLECTIONS

Sukhorukov A. P. The type specimens of the genus *Corispermum* (*Chenopodiaceae*) species from the Middle Asia kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute RAS (LE) 1424

OBITUARIES

Kamelin R. V., Litvinova N. P., Cherneva O. V., Tzvelev N. N. Sergey Sergeevich Ikonnikov (1931—2005): in memoriam 1427

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

Schanzer I. A. *C. Puff, K. Chayamarit, V. Chamchumroon. Rubiaceae* of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok, 2005. 245 p + VII 1430

CHRONICLES

Strelnikova N. I., Genkal S. I., Gogorev R. M. The IX Workshop diatomologists (Borok, September 13—16, 2005) 1434
Index of new plant names 1438

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2006. Т. 91. № 9)

Стр.

Василевич В. И. Влажные разнотравные луга Северо-Запада Европейской России . 1313

СООБЩЕНИЯ

Генкал С. И., Поповская Г. И., Бондаренко Н. А. Новые данные по морфологии, экологии и распространению *Stephanodiscus meyeri* (*Bacillariophyta*) 1329

Меркулова О. С. Лишайники города Оренбурга 1334

Григорьева О. В. Изменчивость развития морфологических структур у *Draba hirta* (*Brassicaceae*) и определяющие ее факторы 1341

Шибанова Н. Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала 1354

Кравцова Т. И. Клетки с внутренними выростами оболочки в перикарпии и семенной кожуре представителей семейства *Urticaceae* 1369

Ашурметов О. А., Жапакова У. Н., Матюнина Т. Е. Формирование покровов плода и семени у *Galligonum junceum (Polygonaceae)* 1378

Никифорова О. Д. Особенности ультраскульптуры поверхности эремов у представителей родов *Myosotis*, *Trigonotis* и *Trigonocaryum* (*Boraginaceae*) . . . 1389

Аверьянова А. Л. Дополнение к позднеэоценовой флоре Аккезени (Северо-Восточный Казахстан) 1394

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

Еремин Г. В. *Prunus rossica* (*Rosaceae*) — новый гибридогенный вид 1405

Лазьков Г. А. Новый вид рода *Ferula* (*Umbelliferae*) из Кыргызстана 1410

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

Портениер Н. Н., Солодько А. С. Дополнения к флоре Западного Закавказья . . . 1413

Павлова Н. С. О находке *Limonium tetragonum* (*Limoniaceae*) в материковой части Приморского края 1420

КОЛЛЕКЦИИ

Сухоруков А. П. Типовые образцы видов рода *Corispermum* (*Chenopodiaceae*) Средней Азии, хранящиеся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) 1424

ПОТЕРИ НАУКИ

Камелин Р. В., Литвинова Н. П., Чернева О. В., Цвелёв Н. Н. Памяти Сергея Сергеевича Иконникова (1931—2005) 1427

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Шанцер И. А. *C. Puff, K. Chayamarit, V. Chamchumroon. Rubiaceae* of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok, 2005. 245 p. + VII. (*К. Пуфф, К. Чайамарит, В. Чамчумрун. Rubiaceae* Таиланда. Иллюстрированное руководство по природным и культивируемым родам. Бангкок, 2005. 245 с. + VII) 1430

ХРОНИКА

Стрельникова Н. И., Генкал С. И., Гогорев Р. М. IX Школа диатомологов (Борок, 13—16 сентября 2005 г.) 1434

Указатель новых названий растений 1438

Уважаемые подписчики журналов издательства «Наука»!

Подписка на академические журналы издательства «Наука» в I полугодии 2007 г. будет проводиться по той же схеме, по которой она велась во II полугодии 2006 г., — по ценам Объединенного Каталога Прессы России «Подписка-2007» (т. 1) в отделениях связи, а также по специальным (сниженным) ценам.

Специальные (сниженные) цены предоставляются государственным научно-исследовательским организациям Российской академии наук, а также их сотрудникам. В связи с недостаточностью бюджетного финансирования подписка для других учреждений и их специалистов будет осуществляться на общих основаниях.

Индивидуальные подписчики академических организаций смогут оформить подписку по специальным ценам, предъявив служебное удостоверение. Лица, желающие получать подписные издания непосредственно на свои почтовые адреса, а также иногородние подписчики смогут оформить ее по специальным заявкам. Индивидуальная подписка по-прежнему будет проводиться по принципу «Один специалист — одна подписка».

Коллективные подписчики академических организаций, перечисленные выше, для оформления своего заказа должны будут направить в издательство «Наука» надлежаще оформленные бланк-заказы. При положительном рассмотрении полученных заявок оплата производится через отделения банка или почтовым переводом на основании полученного подписчиками счета ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ).

Учреждения РАН, специализирующиеся на комплектовании научных библиотек академических организаций (БАН, БЕН), могут осуществить подписку, как и прежде, непосредственно в издательстве, предварительно согласовав с ним список пользующихся их услугами организаций и количество льготных подписок.

Лицам и организациям, сохранившим право подписки по специальным ценам, достаточно будет при оформлении подписки на I полугодие 2007 г. лишь подтвердить заказ, указав в письме номер своего кода, присвоенного АРСМИ при предыдущем оформлении подписки.

Бланки заказов как коллективных, так и индивидуальных подписчиков будут приниматься только с печатью организации (оттиск должен быть четким и читаемым).

Убедительно просим всех индивидуальных и коллективных подписчиков журналов издательства «Наука», имеющих право на подписку по специальным ценам, заблаговременно направлять свои заказы и письма по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90, комн. 430, факсы: 334-76-50, 420-22-20.

Поздно поданная заявка будет оформляться только с соответствующего месяца.

В конце этого номера журнала публикуются бланки заявок с указанием цены подписки, доставляемой по Вашему адресу.

Издательство «Наука»

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90. Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку
на журналы издательства «Наука»
с доставкой по почте
через Агентство по распространению
средств массовой информации (АРСМИ)
в I полугодии 2007 года

Химические науки • Биологические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ______________________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ______________________________
город ______________________ ул. ______________________ дом _____ корп. ______________________
код+тел. ______________________ факс ____________ e-mail ______________________
Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ______________________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ______________________
Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70008	Агрохимия	6								550	
70112	Биологические мембраны	3								750	
27233	Биология внутренних вод	2								600	
71151	Биология моря	3								750	
71150	Биоорганическая химия	6								700	
70054	Биохимия	6								700	
70056	Ботанический журнал	6								600	
70147	Вопросы ихтиологии	3								750	
70178	Высокомолекулярные соединения	6								750	
70211	Генетика	6								700	
70219	Геохимия	6								600	
70244	Доклады РАН	18								1155	
70284	Журнал аналитической химии	6								700	
70286	Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова	3								750	
70293	Журнал общей биологии	3								750	
70294	Журнал общей химии	6								750	
70292	Журнал неорганической химии	6								400	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70301	Журнал органической химии	6								750	
70296	Журнал прикладной химии	6								750	
70299	Журнал физической химии	6								750	
70302	Журнал эволюционной биохимии и физиологии	3								700	
70333	Зоологический журнал	6								600	
70350	Известия РАН. Серия биологическая	3								750	
70430	Кинетика и катализ	3								750	
70438	Коллоидный журнал	3								750	
71057	Координационная химия	6								700	
70495	Лесоведение	3								600	
70561	Микология и фитопатология	3								600	
70540	Микробиология	3								750	
70562	Молекулярная биология	3								800	
88744	Нейрохимия	2								750	
70359	Неорганические материалы	6								700	
70617	Нефтехимия	3								700	
70669	Океанология	3								800	
70676	Онтогенез	3								550	
70690	Палеонтологический журнал	3								750	
70743	Паразитология	3								550	
70701	Почвоведение	6								600	
70740	Прикладная биохимия и микробиология	3								750	
70773	Радиационная биология. Радиоэкология	3								700	
70777	Радиохимия	3								750	
70786	Растительные ресурсы	2								750	
71024	Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова	6								700	
70810	Сенсорные системы	2								550	
70981	Теоретические основы химической технологии	3								700	
71003	Успехи современной биологии	3								550	
71007	Успехи физиологических наук	2								700	
71025	Физиология растений	3								750	
71152	Физиология человека	3								750	
71068	Химическая физика	6								600	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
71051	Химия высоких энергий	3								600	
71052	Химия твердого топлива	3								700	
71063	Цитология	6								550	
71113	Электрохимия	6								700	
71110	Энтомологическое обозрение	2								800	

ВСЕГО заказано журналов на сумму: ____________________

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств масовой информации (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Российская академия наук • Издательство «Наука»

Заявка, подписанная руководителем и заверенная печатью организации, направляется письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
Для ускорения обработки Вашего заказа высылайте копию заявки по факсу (495) 420-22-20 либо по электронной почте: irab@arsmi.ru

Заявка
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в I полугодии 2007 года

Физика. Математика. Астрономия • Геология. Технические науки. • Географические науки • Журналы РАН общего содержания

Наименование организации (сокращенно и полностью) ____________________

____

Местонахождение: почтовый индекс ____________ область (край, респ.) ____________

город ____________ ул. ____________ дом ______ корп. ____________

код+тел. ____________ факс ____________ e-mail ____________

Полностью почтовый адрес организации для писем и бандеролей (если отличается от адреса местонахождения) ____________________

____

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ____________

Просим оформить специальную адресную подписку на отмеченные ниже журналы:

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70001	Автоматика и телемеханика	6								700	
70010	Акустический журнал	3								750	
70237	Алгебра и анализ	3								750	
70030	Астрономический вестник	3								550	
70024	Астрономический журнал	3								750	
70053	Биофизика	3								750	
70134	Водные ресурсы	3								750	
70162	Вулканология и сейсмология	3								600	
70217	Геология рудных месторождений	3								700	
70218	Геомагнетизм и аэрономия	3								750	
70215	Геоморфология	2								600	
70228	Геотектоника	3								700	
70393	Геоэкология. Инженерная геология, гидрогеология, геокриология	3								700	
70253	Дефектоскопия	6								550	
70239	Дискретная математика	2								450	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70244	Доклады РАН	18								1155	
70287	Журнал вычислительной математики и математической физики	6								450	
70298	Журнал технической физики	6								700	
70303	Журнал эксперименальной и теоретической физики	6								850	
70324	Записки Всероссийского минералогического общества	3								700	
70335	Защита металлов	3								600	
70406	Известия РАН. Механика жидкости и газа	3								750	
70408	Известия РАН. Механика твердого тела	3								750	
70351	Известия РАН. Серия географическая	3								750	
70355	Известия РАН. Серия математическая	3								600	
70356	Известия РАН. Серия физическая	6								750	
70405	Известия РАН. Теория и системы управления	3								750	
70360	Известия РАН. Физика атмосферы и океана	3								750	
70407	Известия РАН. Энергетика	3								700	
70363	Известия русского географического общества	3								550	
70420	Исследования Земли из космоса	3								750	
70459	Космические исследования	3								700	
70447	Кристаллография	3								800	
70493	Литология и полезные ископаемые	3								600	
70560	Математические заметки	6								350	
70512	Математический сборник	6								400	
70502	Математическое моделирование	6								500	
70571	Микроэлектроника	3								550	
70670	Оптика и спектроскопия	6								750	
70642	Петрология	3								600	
70760	Письма в «Астрономический журнал»	6								550	
70768	Письма в «Журнал технической физики»	12								750 (за месяц)	
70304	Письма в «Журнал экспериментальной и теоретической физики»	6								750	
70748	Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейронные исследования	6								600	

Индекс	Наименование журнала	Количество выпусков в полугодие	Количество номеров журнала (впишите в колонке соответствующего месяца число заказываемых подписных экземпляров на выбранные Вами журналы)						Всего заказано номеров на I полугодие (4+5+6+7+8+9)	Цена подписки на 1 месяц (в рублях)	ИТОГО: сумма в рублях (10 × 11)
			январь	февраль	март	апрель	май	июнь			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
70706	Прикладная математика и механика	3								850	
70556	Проблемы машиностроения и надежности машин	3								550	
70741	Проблемы передачи информации	2								550	
70776	Радиотехника и электроника	6								700	
70797	Расплавы	3								550	
73390	Стратиграфия. Геологическая корреляция	3								600	
70982	Теоретическая и математическая физика	6								400	
70965	Теория вероятностей и ее применения	2								600	
70967	Теплофизика высоких температур	3								750	
71002	Успехи математических наук	3								550	
70361	Физика Земли	6								700	
71034	Физика и техника полупроводников	6								700	
71059	Физика и химия стекла	3								750	
71033	Физика металлов и металловедение	6								600	
71058	Физика плазмы	6								700	
71023	Физика твердого тела	6								750	
71036	Функциональный анализ и его приложения	2								400	
71140	Ядерная физика	6								750	

ВСЕГО заказано журналов на сумму:

(*прописью*)

НДС не облагается. (В случае введения НДС на научную периодику издательство будет вынуждено провести соответствующую корректировку на подписную цену). Оплату гарантируем на расчетный счет ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации» (АРСМИ) в течение 5 банковских дней после получения счета.

ДИРЕКТОР ОРГАНИЗАЦИИ

ГЛАВНЫЙ БУХГАЛТЕР М. П.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится только после получения счета от ЗАО «АРСМИ». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения подписных заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный Организацией в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

Заявка индивидуального подписчика
на специальную подписку на журналы издательства «Наука» в I полугодии 2007 г. с доставкой по почте через Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) ____________________

Ф.И.О. (полностью) ____________________
Место работы и должность ____________________
Полный почтовый адрес ____________________
телефон ____________________ e-mail ____________________

Номер кода, под которым Вы зарегистрированы в АРСМИ (если обращались ранее) ____________________

Индекс	Наименование журналов	На 2007 год по месяцам (отметьте крестиком)						Кол-во комплектов	Итого: сумма в рублях
		январь	февраль	март	апрель	май	июнь		
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	
								1	

М. П.

Заполните заявку (копию заявки) и отправьте письмом в издательство «Наука» по адресу: 117997 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90 или по факсу (495) 420-22-20, 334-76-50. Информацию о ценах можно узнать в заявках на специальную подписку, разосланную в организации, или по телефону для справок: (495) 334–74–50 и 105-56-84, 105-56-85, или электронный адрес: irab@arsmi.ru.

ВНИМАНИЕ. Оплата заказа производится через отделение банка или почтовым переводом только после получения подписчиком счета с банковскими реквизитами от ЗАО «Агентство по распространению средств массовой информации (АРСМИ) — официального распространителя изданий издательства «НАУКА». Издательство «Наука» не гарантирует исполнения заказов, если оплата получена после 15 числа предподписного месяца. Отправка заказанных и оплаченных периодических изданий производится Агентством по распространению средств массовой информации (АРСМИ) в течение 10 дней со дня выхода издания из печати заказными отправлениями на адрес, указанный в настоящей заявке. Претензии по доставке периодических изданий направлять в АРСМИ по адресу: 127220 Москва, а/я 48; тел. (495) 105-56-84, ЗАО «АРСМИ», 105-56-85, факс (495)257-40-75, e-mail: irab@arsmi.ru

«Наука»

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2006. Т. 91. № 9. 1313—1440.